

Предмет биологии

Биология — наука о жизни. «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка».

Уровни организации живой материи

1. Молекулярный. Любая живая система проявляется на уровне взаимодействия биологических макромолекул.

2. Субклеточный. Внутриклеточные процессы протекают в специализированных органоидах.

3. Клеточный. Клетка — структурная и функциональная единица, а также единица размножения и развития всех живых организмов, обитающих на Земле.

4. Организменный. Организм представляет собой целостную одноклеточную или многоклеточную живую систему, способную к самостоятельному существованию.

5. Популяционно-видовой. Вид — совокупность особей, сходных по структурно-функциональной организации, имеющих одинаковый кариотип и единое происхождение, занимающих определенный ареал обитания, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство.

8. Биогеоценотический. Биогеоценоз — совокупность организмов разных видов и различной сложности организации со всеми факторами конкретной среды их обитания — компонентами атмосферы, гидросферы и литосферы.

9. Биосферный. Биосфера — самый высокий уровень организации жизни на нашей планете. В ней выделяют живое вещество — совокупность всех живых организмов, неживое, или косное, вещество и биокосное вещество.

Критерии живых систем

1. Метаболизм. Все живые организмы способны к обмену веществ с окружающей средой; смысл биотических круговоротов — преобразование веществ.

2. Репродукция, или самовоспроизведение. Размножение — это свойство организмов воспроизводить себе подобных.

3. Наследственность. Наследственность — способность организмов передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение.

4. Изменчивость. Изменчивость — это способность организмов приобретать новые признаки и свойства.

5. Рост и развитие. Развитие живой формы существования материи представлено индивидуальным развитием, или онтогенезом, и историческим развитием, или филогенезом.

6. Раздражимость. Способность живых организмов избирательно реагировать на внешние воздействия.

7. Дискретность. Жизнь на Земле проявляется в виде дискретных форм. Отдельный организм или иная биологическая система (вид и др.) состоит из отдельных, но тесно связанных и взаимодействующих между собой частей, образующих структурно-функциональное единство.

8. Авторегуляция. Способность живых организмов, обитающих в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды, поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность течения физиологических процессов — гомеостаз.

9. Ритмичность. Периодические изменения интенсивности физиологических функций и формообразовательных процессов с различными периодами колебаний (от нескольких секунд до года и столетия).

Химическая организация клетки.

Метаболизм

Элементный состав

Первую группу — около 98% массы клетки — образуют четыре элемента: Н, О, С и N. Их называют **макроэлементами**. Это главные компоненты всех органических соединений. Вместе с двумя элементами второй группы — S и P, являющимися необходимыми составными частями молекул биологических полимеров — белков и нуклеиновых кислот, их часто называют **биоэлементами**. В меньших количествах в состав клетки входят 6 элементов: калий и натрий, кальций и магний, железо и хлор. Na, K и Cl обеспечивают проницаемость клеточных мембран для различных веществ и проведение импульса по нервному волокну. Ca и P участвуют в формировании межклеточного вещества костной ткани, определяя прочность кости. Кроме того, Ca — один из факторов, от которых зависит нормальная свертываемость крови. Fe входит в состав гемоглобина — белка эритроцитов, участвующего в переносе кислорода от легких к тканям. Mg в клетках растений включен в хлорофилл — пигмент, обуславливающий фотосинтез, а у животных входит в состав биологических катализаторов — ферментов, участвующих в биохимических превращениях.

Микроэлементы. Zn, Cu, J, F и др. Содержатся в клетке в очень малых количествах. Общий их вклад в массу клетки всего 0,02%. Zn входит в молекулу гормона поджелудочной железы — инсулина, который участвует в регуляции обмена углеводов, а J — необходимый компонент тироксина — гормона щитовидной железы, регулирующего интенсивность обмена веществ всего организма в целом и его рост в процессе развития. Несмотря на малое количество этих элементов, входящих в вещества клеток и тканей значение их велико.

Неорганические компоненты клетки

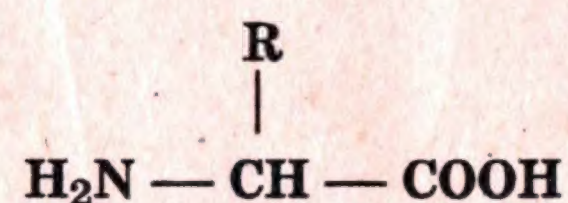
Вода содержится в живых организмах в пределах от 10% до 90%.

Роль воды. Основа внутренней среды. В результате дипольного характера структуры воды ионы быстро вступают в химические реакции. Вода — растворитель. Полярность молекул и способность образовывать водородные связи делают воду хорошим растворителем для огромного количества неорганических и органических веществ. В качестве растворителя вода обеспечивает как поступление веществ в клетку, так и удаление из нее продуктов жизнедеятельности. Вода — продукт реакций и реагент. Под действием некоторых ферментов вода вступает в реакции гидролиза, т. е. реакции, при которых к свободным валентностям различных молекул присоединяются группы OH^- или H^+ воды. Терморегуляция. За счет хорошей теплопроводности и большой теплоемкости воды, при изменении температуры окружающей среды, внутри клетки температура остается неизменной.

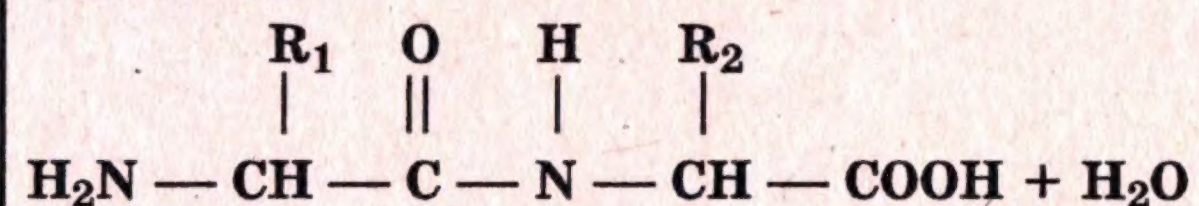
Минеральные соли. Большая часть неорганических веществ клетки находится в виде солей — либо диссоциированных на ионы, либо в твердом состоянии. Среди первых большое значение имеют катионы K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , которые обеспечивают раздражимость. От концентрации солей внутри клетки зависят буферные свойства клетки. **Буферностью** называется способность клетки поддерживать слабощелочную реакцию своего содержимого на постоянном уровне. Буферные растворы характеризуются тем, что образование в процессе обмена веществ небольших количеств кислоты или щелочи не оказывает влияния на значения pH вследствие образования соединений с карбонатами, фосфатами или органическими молекулами. Нерастворимые минеральные соли входят в состав межклеточного вещества костной ткани, в раковины моллюсков.

Органические соединения

Белки — линейные нерегулярные биологические полимеры, мономерами которых являются аминокислоты. **Аминокислоты** — амфотерные органические соединения, в состав которых входит кислотная — карбоксильная группа, основная — аминогруппа и радикал.



Структура белков. Первичная структура представляет собой определенную последовательность аминокислот в полипептидной цепи; аминокислоты связаны друг с другом пептидными связями, возникающими между углеродом карбоксильной группы одной и азотом аминогруппы последующей аминокислоты.

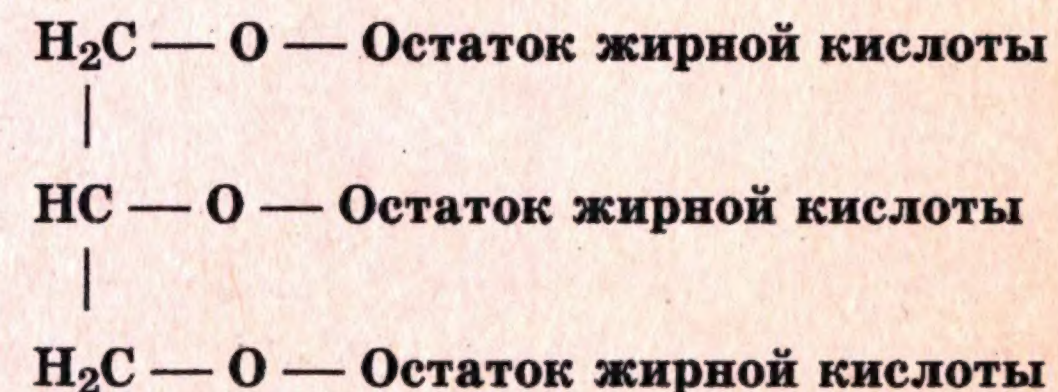


Вторичная структура — спираль, образованная полипептидной цепью, которая удерживается водородными связями. Третичная структура — глобула, в которую сворачивается спираль; удерживается: дисульфидными, ионными, гидрофобными и водородными связями. Четвертичная структура — структурно-функциональный комплекс белковых молекул, обладающих третичной структурной организацией. Свойства белков: водорастворимость, наличие большого поверхностного заряда, буферные свойства, денатурация.

Функции: каталитическая — все ферменты, ускоряющие процессы метаболизма в организме белковой природы; пластическая, регуляторная, сигнальная (рецепторы), транспортная, двигательная, защитная (антитела) и энергетическая (17,6 кДж).

Углеводы, или **сахариды**, — органические вещества с общей формулой $\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_m$. Простые углеводы называются моносахаридами [$\text{C}_n(\text{H}_2\text{O})_n$]. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле моносахариды называются триозами — 3 атома, тетрозами — 4, пентозами — 5 или гексозами — 6. Если в одной молекуле объединяются два моносахарида, такое соединение называют дисахаридом. Сложные углеводы, образованные многими моносахаридами, называются полисахаридами. Мономером таких полисахаридов как крахмал, гликоген, целлюлоза является глюкоза. Полисахариды представляют собой разветвленные (как правило) регулярные полимеры, мономерами которых являются моносахариды.

Функции: пластическая, сигнальная (гликопротеид), резервная, энергетическая (17,6 кДж). **Жиры (липиды)** представляют собой эфиры высокомолекулярных жирных кислот и трехатомного спирта глицерина. Жиры не растворяются в воде, они гидрофобны. В клетках всегда есть и другие сложные гидрофобные жироподобные вещества, называемые липоидами.



Функции: пластическая (мембраны клеток) — особое значение в этом отношении имеют фосфолипиды, у которых к глицерину вместо одного из остатков жирных кислот, присоединена группировка, содержащая фосфор, фосфолипиды образуют двуслойную биологическую мембрану; растворитель (витамины А, Е, D), резервная, энергетическая (38,9 кДж).

Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты — линейные нерегулярные биологические полимеры, мономерами которых являются нуклеотиды. Нуклеотиды — органические соединения, включающие азотистое основание (аденин, тимин, гуанин, цитозин или урацил), пентозу (рибозу или дезоксирибозу) и остаток фосфорной кислоты. Полинуклеотидная цепь образуется благодаря соединению нуклеотидов за счет фосфодиэфирных связей, образующихся между пентозой одного и остатком фосфорной кислоты последующего нуклеотида.

ДНК

ДНК представляет собой двухцепочечный биологический полимер, мономерами которого являются нуклеотиды, содержащие одно из азотистых оснований (А, Т, Г или Ц), дезоксирибозу и остаток фосфорной кислоты. Полинуклеотидные цепи молекулы ДНК антипараллельны и соединены друг с другом водородными связями по принципу комплементарности. При этом против нуклеотида, содержащего азотистое основание А из одной цепи, всегда расположен нуклеотид, несущий азотистое основание Т из другой цепи, а против азотистого основания Г одной цепи — Ц из другой полинуклеотидной цепи (рис. 1).

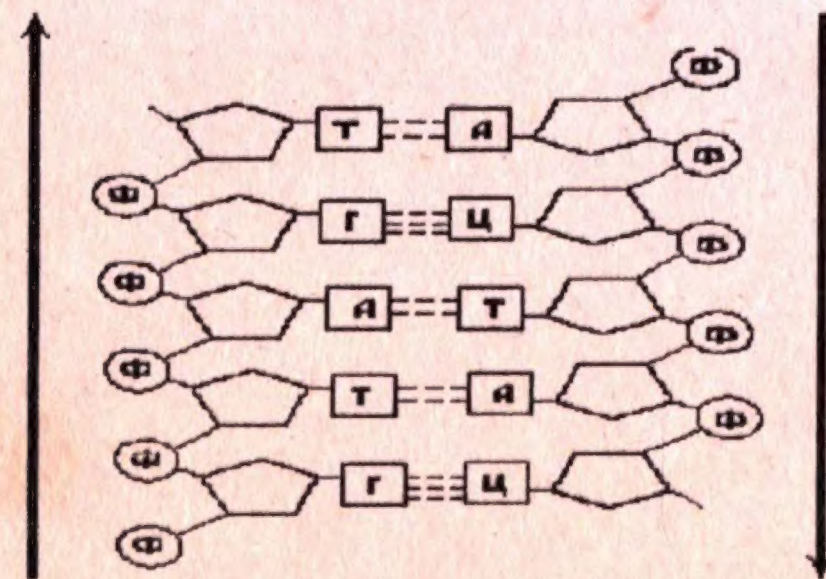


Рис. 1

Двойная спираль, открытая в 1953 г Уотсоном и Криком, содержит шаг размером 3,4 нм, включающем 10 пар комплементарно связанных оснований (рис. 2).

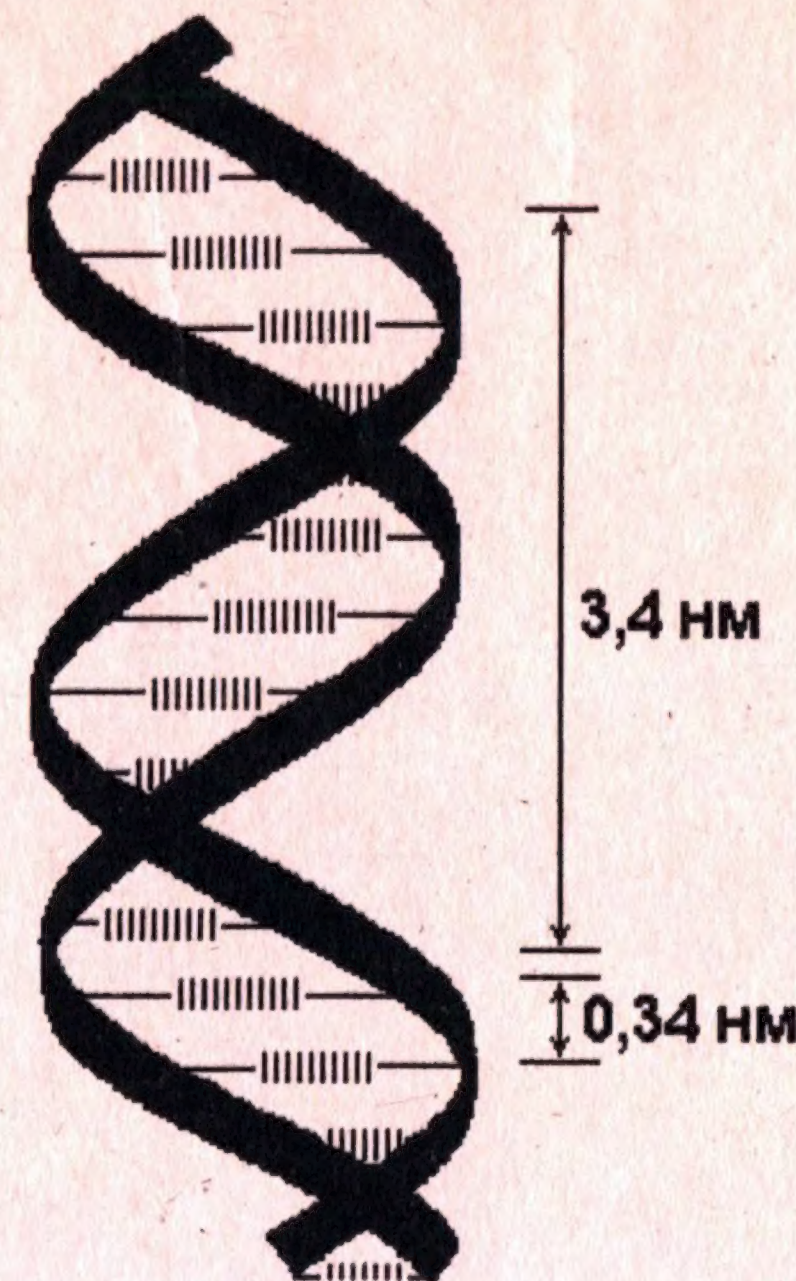


Рис. 2

Функции ДНК: хранение наследственной информации (генетический код — такая организация структуры молекул ДНК и РНК, при которой последовательность нуклеотидов в них определяет порядок аминокислот в полипептидной цепи), передача генетической информации из поколения в поколение (редупликация — молекул ДНК перед делением клеток, происходящая с абсолютной точностью), передача информации о структуре белков из ядра в цитоплазму (транскрипция, происходящая по принципу матричного синтеза молекулы и-РНК на одной из цепей ДНК).

РНК

РНК — одноцепочечный линейный нерегулярный биологический полимер, мономерами которого являются нуклеотиды, содержащие (аденин, урацил, гуанин или цитозин), рибозу и остаток фосфорной кислоты. **и-РНК** (информационная РНК) — комплементарная копия участка молекулы ДНК, несущая информацию о последовательности аминокислот в конкретной белковой молекуле. **р-РНК** — рибосомальная РНК, входящая в состав рибосом, участвующих в биосинтезе белка. **т-РНК** (транспортная РНК) — переносит определенные аминокислоты к месту синтеза белка в рибосомах. **Генетические РНК** — выполняют роль носителя наследственной информации у некоторых вирусов. Все виды РНК синтезируются в ядре на матрице — на одной из цепей ДНК.

Генетический код.

Реализация наследственной информации

Генетический код — исторически сложившаяся организация молекул ДНК и РНК, при которой последовательность нуклеотидов в них несет информацию о последовательности аминокислот в белковых молекулах. **Свойства кода:** триплетность (кодон), неперекрываемость (кодона следуют друг за другом), специфичность (один кодон может определять в полипептидной цепи только одну аминокислоту), универсальность (у всех живых организмов один и тот же кодон обуславливает включение в полипептид одну и ту же аминокислоту), избыточность (для большинства аминокислот существует несколько кодонов). Триплеты, не несущие информации об аминокислотах, являются — стоп триплетами, обозначающими место начала синтеза **и-РНК**.

Биосинтез белков. Реализация наследственной информации. **Транскрипция** — перевод информации из последовательности кодонов ДНК в последовательность кодонов *и-РНК*; происходит путем матричного синтеза по принципу комплементарности *и-РНК* на одной из цепей ДНК. **Трансляция** — перевод информации из последовательности кодонов *и-РНК* в последовательность аминокислот полипептидной цепи; осуществляется путем подбора антикодонов *т-РНК* к кодонам *и-РНК*. При этом, если антикодон комплементарен кодону, то аминокислота, принесенная такой *т-РНК*, включается в полипептидную цепь. Трансляция осуществляется при участии рибосом, которые последовательно делают кодоны *и-РНК* доступными для контакта с антикодонами *т-РНК*.

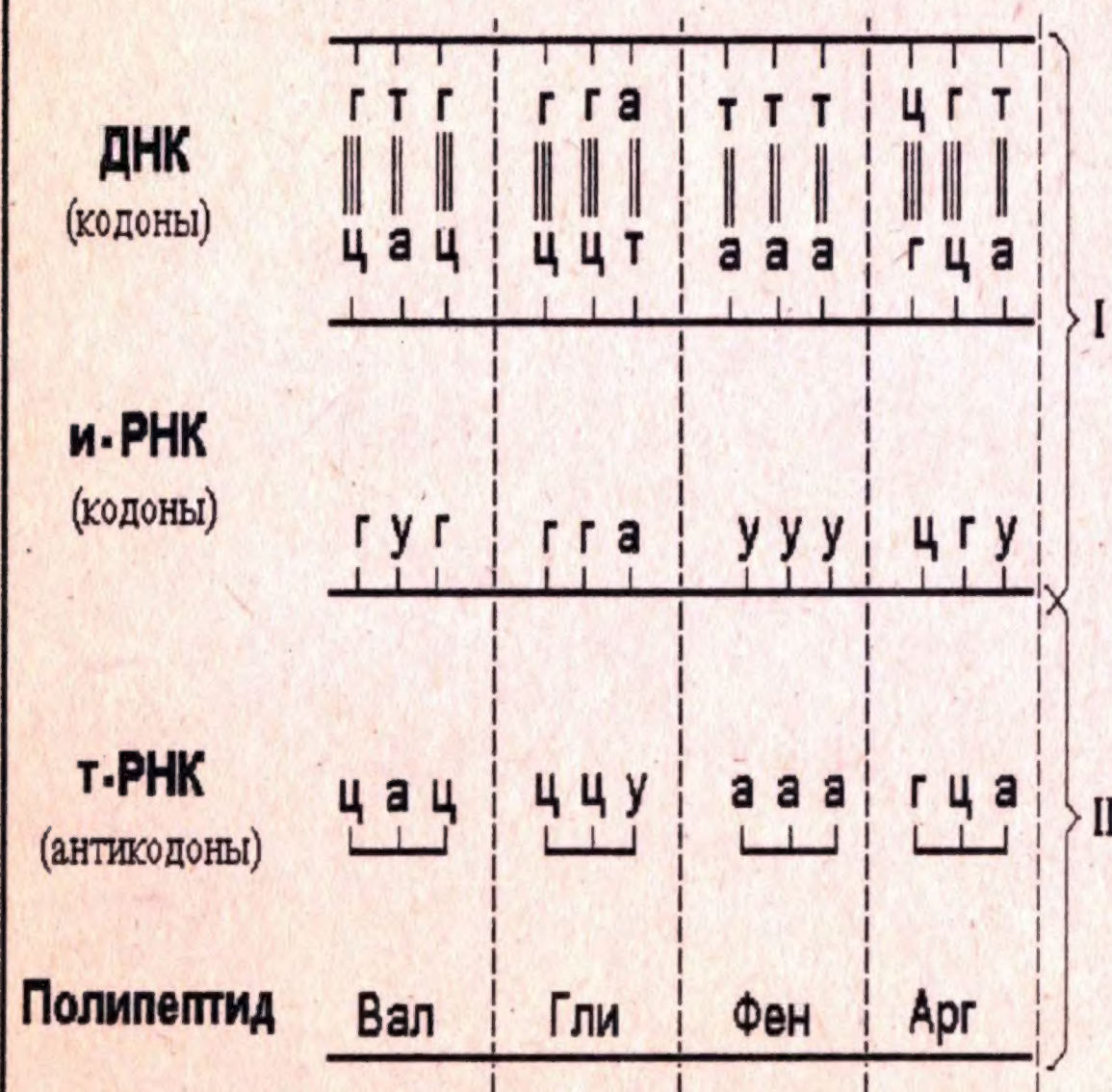
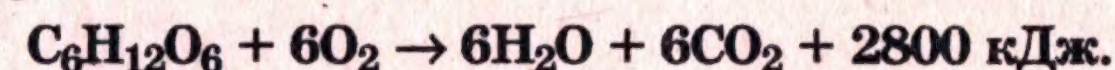


Рис. 3

На рис. 3. показаны этапы реализации наследственной информации при синтезе белка: I — транскрипция, II — трансляция.

Обмен веществ и превращения энергии в клетке

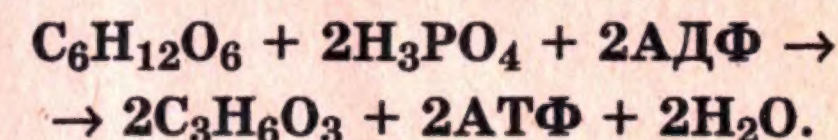
Обменные процессы обеспечивают постоянство внутренней среды организма — **гомеостаз** — *непременное условие жизнедеятельности* в непрерывно меняющихся условиях существования. Совокупность реакций биологического синтеза называется **пластическим обменом**: из веществ, поступающих в клетку извне, образуются молекулы, подобные соединениям клетки, т. е. происходит **ассимиляция**. Процессом, противоположным синтезу, является **диссимиляция** — совокупность реакций расщепления. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза — энергетический обмен. При расщеплении глюкозы энергия выделяется поэтапно при участии ряда ферментов согласно итоговому уравнению:



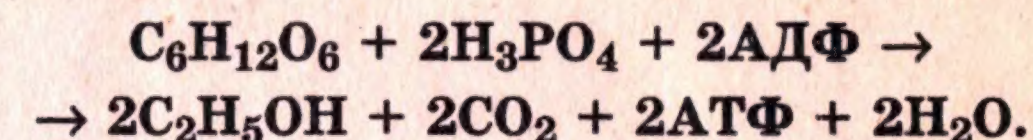
Энергетический обмен подразделяют на три этапа. Первый этап — **подготовительный**. На этом этапе молекулы ди- и полисахаридов, жиров, белков распадаются на мелкие молекулы — глюкозу, глицерин и жирные кислоты, аминокислоты; крупные молекулы нуклеиновых кислот — на нуклеотиды. На этом этапе выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде теплоты.

Второй этап — **бескислородный**, или неполный. Он называется также **анаэробным** (гликолизом) или **брожением**. Образующиеся на этом этапе вещества при участии ферментов подвергаются дальнейшему расщеплению. Например, в мышцах в результате анаэробного дыхания молекула глюкозы распадается на две молекулы пировиноградной кислоты ($\text{C}_3\text{H}_4\text{O}_3$), которые затем

восстанавливаются в молочную кислоту ($\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3$). В реакциях расщепления глюкозы участвуют фосфорная кислота и АДФ. В суммарном виде это выглядит так:

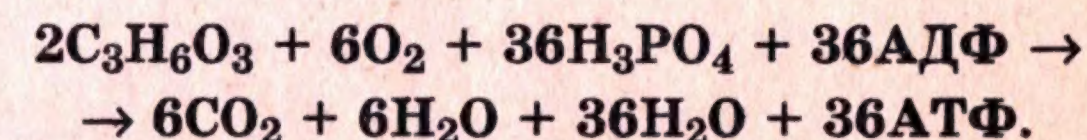


У дрожжевых грибов молекула глюкозы без участия кислорода превращается в этиловый спирт и диоксид углерода (спиртовое брожение):



У других микроорганизмов гликолиз может завершаться образованием ацетона, уксусной кислоты и т. д. Во всех случаях распад одной молекулы глюкозы сопровождается образованием двух молекул АТФ. В ходе бескислородного расщепления глюкозы в виде химической связи в молекуле АТФ сохраняется 40% энергии, а остальная рассеивается в виде теплоты.

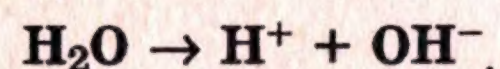
Третий этап — стадия **аэробного дыхания**, или **кислородного расщепления**. При доступе кислорода к клетке образовавшиеся во время предыдущего этапа вещества окисляются до конечных продуктов — H_2O и CO_2 . Суммарное уравнение аэробного дыхания выглядит так:



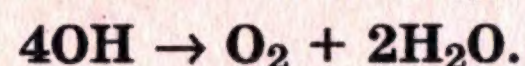
Однако значительное количество энергии образуется и при фотосинтезе.

Хемосинтез. Некоторые бактерии, лишенные хлорофилла, тоже способны к синтезу органических соединений, при этом они используют энергию химических реакций неорганических веществ. Преобразование энергии химических реакций в химическую энергию синтезируемых органических соединений называется хемосинтезом.

Фотосинтез — образование органических молекул из неорганических за счет использования энергии солнечного света. Состоит из двух фаз — световой и темновой. В световой фазе кванты света — фотоны — взаимодействуют с молекулами хлорофилла, в результате чего эти молекулы на очень короткое время переходят в более богатое энергией «возбужденное» состояние. Избыточная энергия части возбужденных молекул преобразуется в теплоту или испускается в виде света. Другая ее часть передается ионам водорода H^+ , всегда имеющимся в водном растворе.

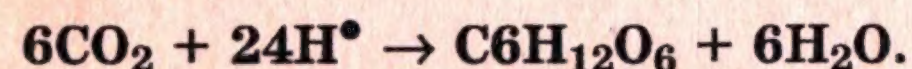


Образовавшиеся атомы водорода ($H^\bullet$) непрочны соединяются с органическими молекулами — переносчиками водорода. Ионы гидроксила OH^- отдают свои электроны другим молекулам и превращаются в свободные радикалы $OH^\bullet$. Радикалы $OH^\bullet$ взаимодействуют друг с другом, в результате чего образуются вода и кислород:



Энергия света используется в световой фазе и для синтеза АТФ из АДФ и фосфата без участия кислорода: в хлоропластах образуется в 30 раз больше АТФ, чем в митохондриях тех же растений с участием кислорода.

В комплексе химических реакций темновой фазы ключевое место занимает связывание CO_2 . В этих реакциях участвуют молекулы АТФ, синтезированные во время световой фазы, и атомы водорода, образовавшиеся в процессе фотолиза воды и связанные с молекулами-переносчиками:



Так энергия солнечного света преобразуется в энергию химических связей сложных органических соединений.

Строение клетки

Клетка представляет собой структурно-функциональную единицу, а также единицу развития всех живых организмов. Выделяют два уровня клеточной организации: прокариотический и эукариотический. Прокариотические организмы очень просто устроены и не имеют ограниченного оболочки ядра. На этом основании их выделяют в самостоятельное царство — Прокариот. Эукариотические организмы содержат ограниченное оболочкой ядро.

Прокариотическая клетка

К прокариотам относят бактерии и сине-зеленые водоросли (цианеи). Наследственный аппарат прокариот представлен одной кольцевой молекулой ДНК, не образующей связей с белками и содержащей по одной копии каждого гена — гаплоидные организмы. В цитоплазме имеется большое количество мелких рибосом; отсутствуют или слабо выражены внутренние мембраны. Ферменты пластического обмена расположены диффузно. Аппарат Гольджи представлен отдельными пузырьками. Ферментные системы энергетического обмена упорядочено расположены на внутренней поверхности наружной цитоплазматической мембраны. Снаружи клетка окружена толстой клеточной стенкой. Многие прокариоты способны к спорообразованию в неблагоприятных условиях существования; при этом выделяется небольшой участок цитоплазмы, содержащий ДНК, и окружается толстой многослойной капсулой. Процессы метаболизма внутри споры практически прекращаются. Попадая в благоприятные условия, спора преобразуется в активную клеточную форму. Размножение прокариот происходит простым делением надвое.

Эукариотическая клетка

В эукариотической клетке выделяют две основные части: ядро и цитоплазму.

Цитоплазма. В цитоплазме различают: цитолимфу, органоиды и включения. **Цитолимфа** — жидкая фаза цитоплазмы, содержащая в растворенном состоянии продукты жизнедеятельности клеточных структур. **Включения** — структуры, являющиеся нерастворимыми продуктами жизнедеятельности структур клетки (гранулы пигмента); могут выполнять роль резерва питательных веществ (капли жира, глыбки гликогена, зерна крахмала). **Органоиды** (органеллы) подразделяют на мембранные и немембранные.

Мембранные органоиды: наружная цитоплазматическая мембрана (НЦМ), эндоплазматическая сеть (ЭПС), аппарат Гольджи (АГ), лизосомы (Л), митохондрии (М) и пластиды (П).

В основе строения всех мембранных органоидов лежит биологическая мембрана. Все мембраны имеют принципиально единый план строения и состоят из двойного слоя фосфолипидов, в который с различных сторон и на разную глубину погружены белковые молекулы. Мембраны органоидов отличаются друг от друга лишь наборами входящих в них белков.

НЦМ — отделяет содержимое клетки от окружающей среды. С наружной стороны в НЦМ погружены многочисленные белки и гликопротеиды, являющиеся рецепторами клеточной поверхности и выполняющие роль объединения отдельных клеток в ткани у многоклеточных организмов; они образуют гликокаликс. **Функции НЦМ:** избирательный активный транспорт веществ путем пино- и фагоцитоза, диффузии через поры, при помощи ферментов переносчиков (полупроницаемость).

ЭПС — система каналов и полостей, образованных мембранами, занимающая центральное положение в клетке вокруг ядра и составляющая 30—50% объема цитоплазмы. Различают гладкие и гранулярные мембраны ЭПС. На гладких мембранах идет биосинтез жиров и углеводов; на гранулярных мембранах происходит синтез белков. ЭПС является также внутриклеточной циркуляционной системой, связывающей отделы клетки.

АГ — система крупных полостей (цистерн), канальцев и пузырьков, образованная гладкими мембранами. АГ тесно связан с каналами ЭПС; на его мембранах происходит образование более сложных органических соединений из веществ, синтезированных в ЭПС, а также концентрация и упаковка в мембранные пузырьки секрета. В АГ образуются лизосомы.

Л — небольшие овальные тельца диаметром около 0,4 мкм, окруженные мембраной. В лизосомах находится около 30 различных ферментов, способных расщеплять белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие вещества.

М — энергетические станции клетки. М образованы двумя мембранами: наружной гладкой и внутренней, образующей выросты — кристы (рис. 4).

На внутренней поверхности внутренней мембраны упорядоченно располагаются ферменты, обеспечивающие синтез АТФ. Митохондрии содержат кольцевую молекулу ДНК и осуществляют полуавтономный синтез белков.

Увеличение числа М происходит за счет их деления, которому предшествует редупликация ДНК.

П — характерны для растительных клеток. Различают три вида П: *амилопласты*

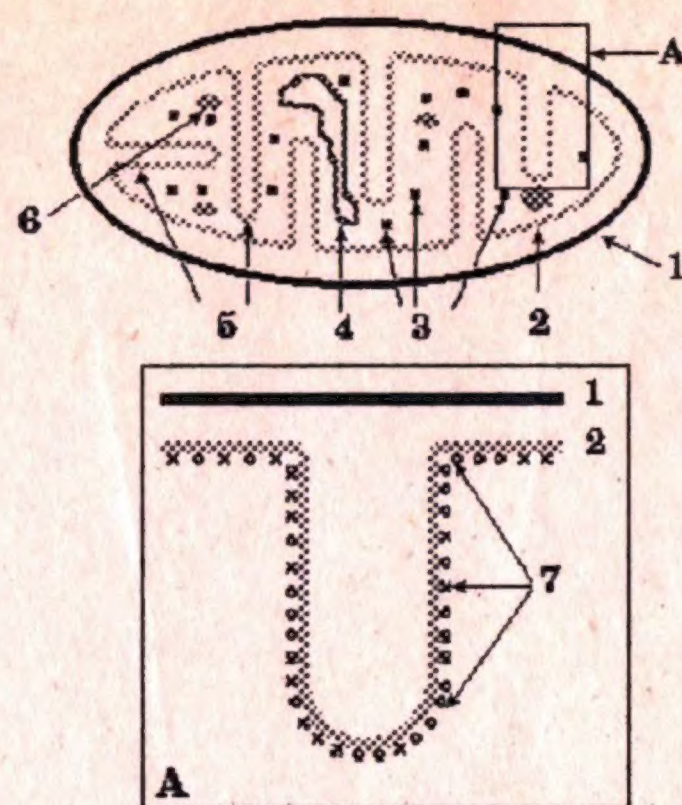


Рис. 4. Схема строения митохондрии. 1—наружная мембрана; 2—внутренняя мембрана; 3—рибосомы; 4—ДНК; 5—кристы; 6—включения; 7—ферменты, обеспечивающие синтез АТФ

(лейкопласты) — бесцветные, *хлоропласты* — зеленые и *хромопласты* — окрашенные в красный и оранжевый цвета. Все они имеют единый план строения и могут переходить друг в друга.

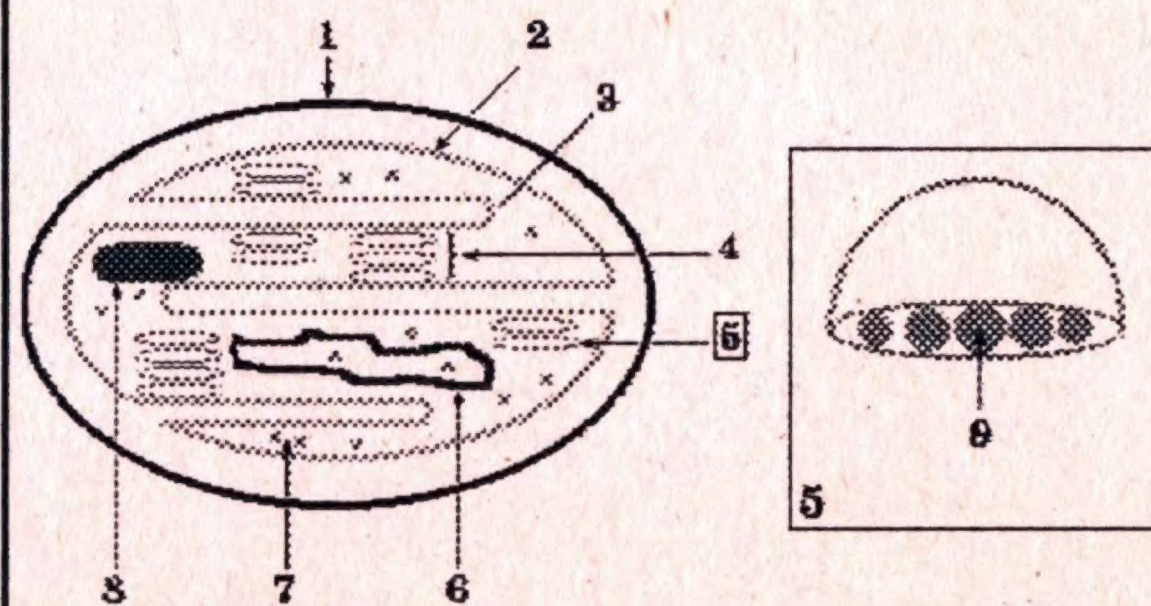


Рис. 5. Схема строения пластиды. 1—наружная мембрана; 2—внутренняя мембрана; 3—тилакоид стромы; 4—грана; 5—тилакоид грани; 6—ДНК; 7—рибосомы; 8—зерно крахмала; 9—зерна хлорофилла в тилакоиде грани (5)

П образованы двумя мембранами: наружной гладкой и внутренней, образующей выросты, или перегородки, — тилакоиды стромы. На них «монетными столбиками»

расположены граны. Граны состоят из отдельных мембранных образований — тилакоидов грани. Тилакоиды грани представляют собой уплощенные мембранные пузырьки, внутри которых находятся молекулы хлорофилла. П содержат кольцевую молекулу ДНК, сходную с бактериальной хромосомой, и осуществляют полуавтономный синтез белков на находящихся в матриксе рибосомах. Увеличение числа П происходит за счет их деления, которому предшествует редупликация ДНК.

Немембранные органоиды: рибосомы (Р), клеточный центр (КЦ), жгутики и реснички (ЖиР) и цитоскелет.

Р представляют собой сферические частицы диаметром 15,0 — 35,0 нм, состоящие из двух субъединиц. Они содержат примерно равное количество белков и РНК. Рибосомы образуются в ядре в зоне ядрышка. В цитоплазме они могут располагаться свободно или быть прикрепленными к мембранам эндоплазматической сети. В зависимости от типа синтезируемого белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — полирибосомы. В таких комплексах рибосомы связаны одной молекулой *и-РНК*.

КЦ состоит из двух телец цилиндрической формы, расположенных под прямым углом друг к другу — центриолей. Стенка центриоли состоит из 9 пучков, включающих по три микротрубочки диаметром ~ 24 нм. Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. От центриолей начинается рост веретена деления (ахроматинового веретена). Кроме этого, ферменты клеточного центра принимают активное участие в процессе перемещения дочерних хромосом к разным полюсам клетки в анафазе митоза.

ЖиР. Это органоиды движения, характерные как для одноклеточных организмов (жгутиковые и инфузории), так и для клеток многоклеточных организмов (клетки некоторых эпителиев, сперматозоиды). Жгутики и реснички имеют общий план строения (рис. 6). Большая часть органоида,

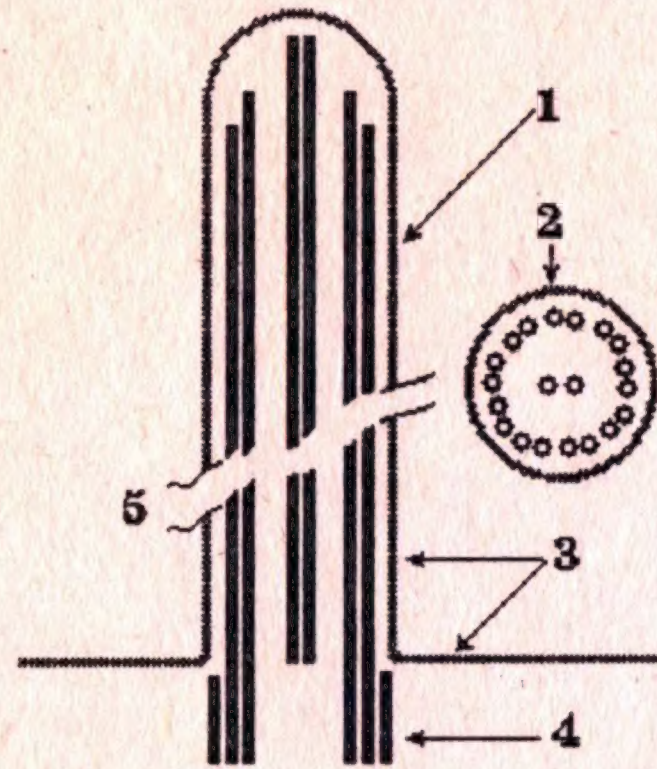


Рис. 6. Схема строения жгутика. 1—наружная часть жгутика; 2—поперечный разрез жгутика на уровне «5»; 3—наружная цитоплазматическая мембрана; 4—базальное тельце

обращенная в сторону окружающей среды, представляет собой цилиндр, стенку которого образуют 9 пар микротрубочек; в центре расположены две осевые микротрубочки. Эта часть полностью или на большем протяжении покрыта участком наружной цитоплазматической мембраны. В основании органоидов, в наружном слое цитоплазмы, расположено *базальное* (основное) тельце, в котором к каждой паре микротрубочек, образующих наружную часть жгутика или реснички, прибавляется еще одна короткая микротрубочка. Таким образом, базальное тельце оказывается образованным из девяти триад микротрубочек и имеет сходство с центриолью. Движение жгутиков и ресничек обусловлено скольжением микротрубочек каждой пары друг относительно друга,

при котором затрачивается большое количество энергии в виде АТФ.

Цитоскелет. Одной из отличительных особенностей эукариотической клетки является развитие в ее цитоплазме скелетных образований в виде микротрубочек и пучков белковых волокон. Элементы цитоскелета тесно связаны с наружной цитоплазматической мембраной и ядерной оболочкой, образуют сложные переплетения в цитоплазме. Опорные элементы цитоплазмы определяют форму клетки, обеспечивают движение внутриклеточных структур и перемещение всей клетки.

Ядро — главная составная часть клетки. В нем различают: кариоплазму, хроматин и ядрышки. Клеточное ядро содержит ДНК, т. е. гены, и, благодаря этому, выполняет две главные функции: 1) хранения и воспроизведения генетической информации и 2) регуляции процессов обмена веществ, протекающих в клетке (рис. 7).

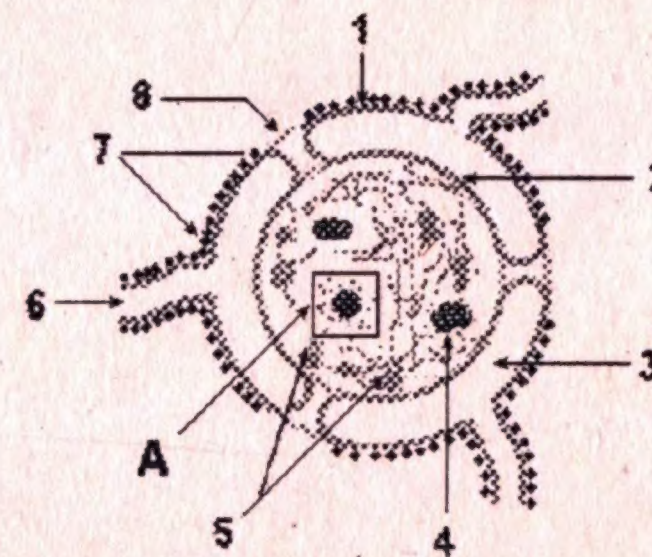


Рис. 7. 1—наружная мембрана; 2—внутренняя мембрана ядерной оболочки; 3—межмембранное пространство; 4—ядрышко; 5—хроматин; 6—каналы ЭПС; 7—рибосомы; 8—пора ядерной оболочки; 9—белковый комплекс поры; 10—диафрагма; область А представлена на рисунке 8

Кариоплазма — жидкая фаза ядра, в которой в растворенном виде находятся продукты жизнедеятельности ядерных структур.

Хроматин — наследственный материал клетки; представляет собой глыбки, гранулы или сетчатые структуры.

Во время деления клетки молекулы ДНК спирализуются и становятся видимыми как тонкие длинные нити, а затем и как палочковидные тельца.

Ядрышко — скопление *p-РНК*, рибосомальных белков и субъединиц рибосом, в основе которого лежит участок хромосомы, несущий ген, определяющий структуру *p-РНК* (рис. 8).

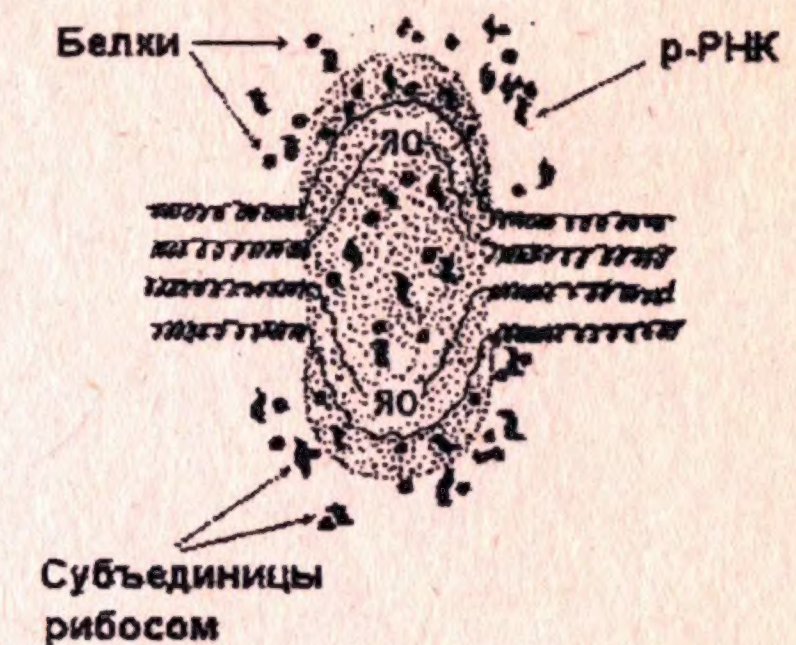


Рис. 8

Хромосомы, кариотип. Хромосомы — самостоятельные ядерные структуры, имеющие плечи и центромеру. Расположение центромеры определяет три основных типа хромосом (рис. 9): 1) равноплечие — с плечами равной или почти равной длины (А); 2) неравноплечие — с плечами неравной длины (Б); 3) палочковидные — с одним длинным и вторым очень коротким (В).

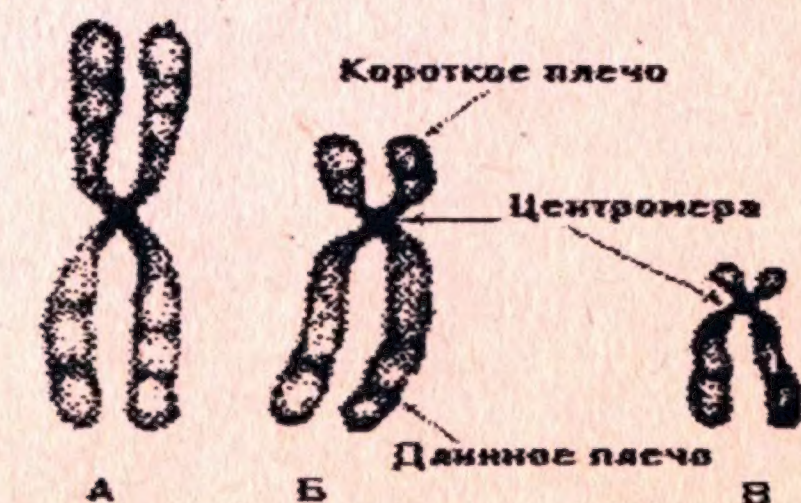


Рис. 9

Жизненный и митотический циклы.

Деление клеток

Жизненный цикл клетки представляет собой промежуток времени от момента возникновения клетки в результате деления до ее гибели или до последующего деления (рис. 10). Совокупность последовательных и взаимосвязанных процессов в период подготовки клетки к делению, а также на протяжении самого митоза называется **митотическим циклом**. Митотический цикл подразделяют на интерфазу и митоз.

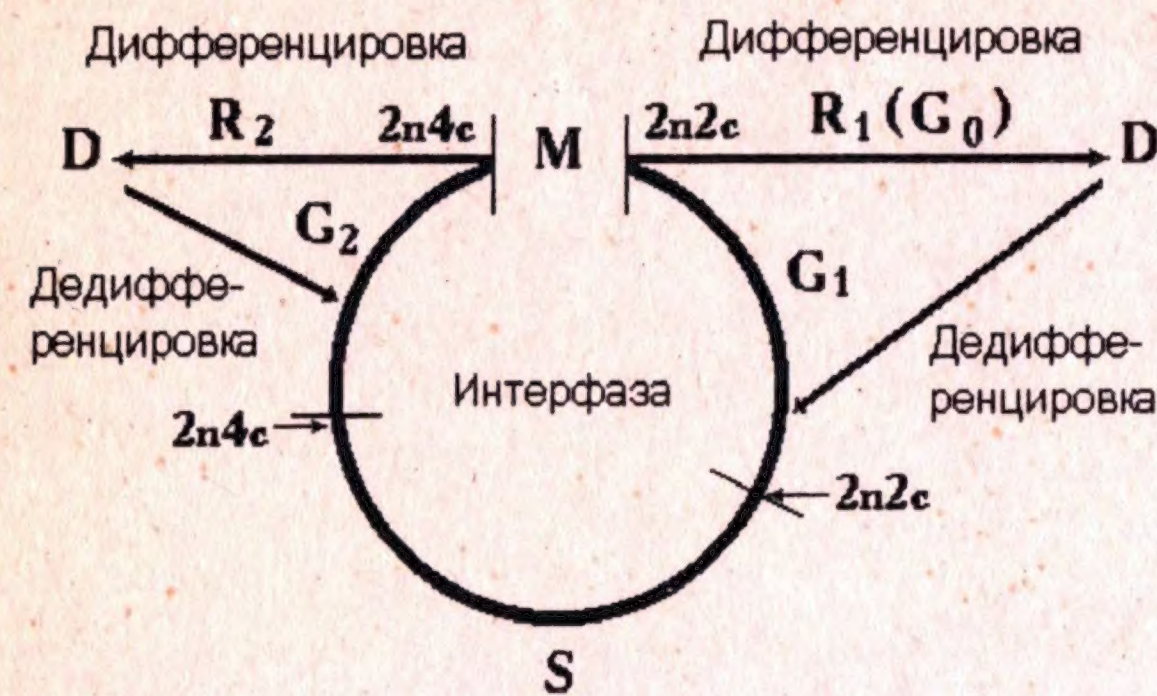


Рис. 10

Интерфаза — период подготовки клеток к делению включает: 1) **пресинтетический** — G₁-период ($2n2c$; 6—8 часов; синтез РНК и белков, необходимых для редупликации ДНК), 2) **синтетический** — S-период (8—12 часов; редупликация ДНК; в конце — $2n4c$) и 3) **постсинтетический** период — G₂-период ($2n2c$; 4—6 часов; синтез РНК и белков, необходимых для обеспечения процесса митоза; удвоение клеточного центра).

Митоз — это способ деления клеток, заключающийся в точном распределении генетического материала между дочерними клетками. В результате митоза обе дочерние клетки получают диплоидный набор хромосом (рис. 11).

В **профазе** (А) увеличивается объем ядра, хромосомы становятся видимыми вследствие спирализации, по две центриоли расходятся к полюсам клетки. Между полюсами протягиваются нити ахроматинового веретена — формируется аппарат, обеспечивающий расхождение хромосом к полюсам клетки. В конце профазы ядерная оболочка распадается. После распада ядерной оболочки хромосомы свободно и беспорядочно лежат в цитоплазме.

В **метафазе** (В) спирализация хромосом достигает максимума и укороченные хромосомы устремляются к экватору клетки, располагаясь на равном расстоянии от полюсов.

Центромерные участки хромосом при этом лежат строго в одной плоскости — в плоскости экватора, а плечи сестринских хроматид свободно расположены в цитоплазме. Митотическое веретено уже полностью сформировано и состоит из нитей, соединяющих полюса с центромерами хромосом. Отчетливо видно, что хромосомы состоят из двух хроматид, соединенных только в области центромеры.

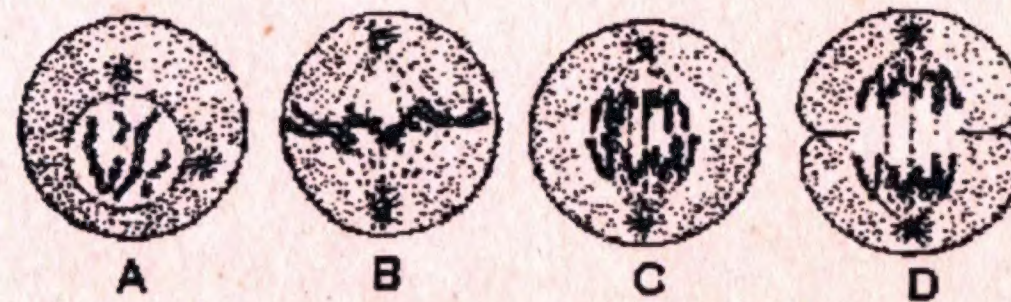


Рис. 11

В **анафазе** (С) центромера каждой из хромосом разделяется, и с этого момента сестринские хроматиды становятся самостоятельными дочерними хромосомами. Нити веретена, прикрепленные к центромерам, тянут хромосомы к полюсам клетки, а плечи хромосом при этом пассивно следуют за центромерой. Таким образом, в анафазе хроматиды удвоенных еще в интерфазе хромосом

становятся самостоятельными дочерними хромосомами расходятся к разным полюсам клетки.

Телофаза. (D) Хромосомы, собравшиеся у полюсов, деспирализуются и становятся плохо видимыми. Из мембранных структур цитоплазмы образуется ядерная оболочка. В клетках животных цитоплазма делится путем перетяжки тела клетки на две меньших размеров, каждая из которых содержит один диплоидный набор хромосом.

Биологическое значение митоза огромно. Постоянство строения и правильность функционирования органов и тканей многоклеточного организма было бы невозможным без сохранения одинакового набора генетического материала в бесчисленных клеточных поколениях. Митоз обеспечивает такие важные моменты жизнедеятельности, как эмбриональное развитие, рост, восстановление органов и тканей после повреждения (репаративная регенерация), поддержание структурной целостности тканей при постоянной утрате клеток в процессе их функционирования (замещение погибших эритроцитов, слущивающихся клеток кожи, эпителия кишечника и пр. — физиологическая регенерация).

Клеточная теория

Основные положения клеточной теории: 1) клетка является структурно-функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов; 2) клеткам присуще мембранное строение; 3) ядро — главная составная часть клетки; 4) клетки размножаются только делением; 5) клеточное строение организма — свидетельство того, что растения и животные имеют единое происхождение.

Размножение и развитие организмов

Размножение организмов

Известны различные формы размножения, но все они могут быть объединены в два типа — **половое** и **бесполое**.

Половым размножением называют смену поколений и развитие организмов на основе специализированных — **половых** — клеток, образующихся в половых железах. Бесполое размножение характеризуется тем, что новая особь развивается из неполовых, соматических (телесных) клеток.

Бесполое размножение

Многие простейшие размножаются путем обычного **митотического деления клетки**. Другим одноклеточным животным, например малярийному плазмодию (возбудителю малярии), свойственно **спорообразование**. Оно заключается в том, что клетка распадается на большое число особей, равное количеству ядер, заранее образованных в родительской клетке в результате многократного деления ее ядра. Многоклеточные организмы также способны к спорообразованию.

Как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов способом бесполого размножения служит также **почкование**. Например, у дрожжевых грибов и некоторых инфузорий. У многоклеточных (пресноводная гидра) почка состоит из группы клеток обоих слоев стенки тела. У многоклеточных животных бесполое размножение осуществляется также путем деления тела на две части (медузы, кольчатые черви) или же путем фрагментации тела на несколько частей (плоские черви, иглокожие). У растений широко распространено вегетативное размножение, т. е. размножение частями тела: черенками, усами, клубнями.

Половое размножение

Половым называется размножение, при котором преемственность поколений и увеличение численности особей осуществляется с помощью специализированных половых клеток — гамет. Половое размножение имеет очень большие эволюционные преимущества по сравнению с бесполом. Это обусловлено тем, что генотип потомков возникает путем комбинации генов, принадлежащих обоим родителям. В результате повышаются возможности организмов в приспособлении к условиям окружающей среды. Сущность полового размножения заключается в объединении в наследственном материале потомка генетической информации из двух разных источников — родителей. При партеногенезе, когда развитие нового организма происходит только из яйцеклетки, в ней возникает новая комбинация генов в результате кроссинговера и независимого комбинирования хромосом.

Развитие половых клеток (гаметогенез)

В половых железах развиваются половые клетки — гаметы. В процессе образования половых клеток — как сперматозоидов, так и яйцеклеток — выделяют ряд стадий.

Период размножения

Первичные половые клетки делятся путем митоза, в результате чего увеличивается их количество.

Период роста

У незрелых мужских гамет он выражен не резко. Их размеры увеличиваются незначительно. Ооциты увеличиваются в размерах иногда в сотни, а чаще в тысячи и даже миллионы раз. В конце периода роста — в **интерфазе-I** — происходит редупликация ДНК ($2n4c$).

Период созревания, или мейоз

Мейоз включает два следующих друг за другом деления.

Первое мейотическое деление — **редукционное** (рис. 12), т. к. во время этого деления происходит уменьшение (редукция) числа хромосом в два раза и образуются гаплоидные клетки ($1n2c$).

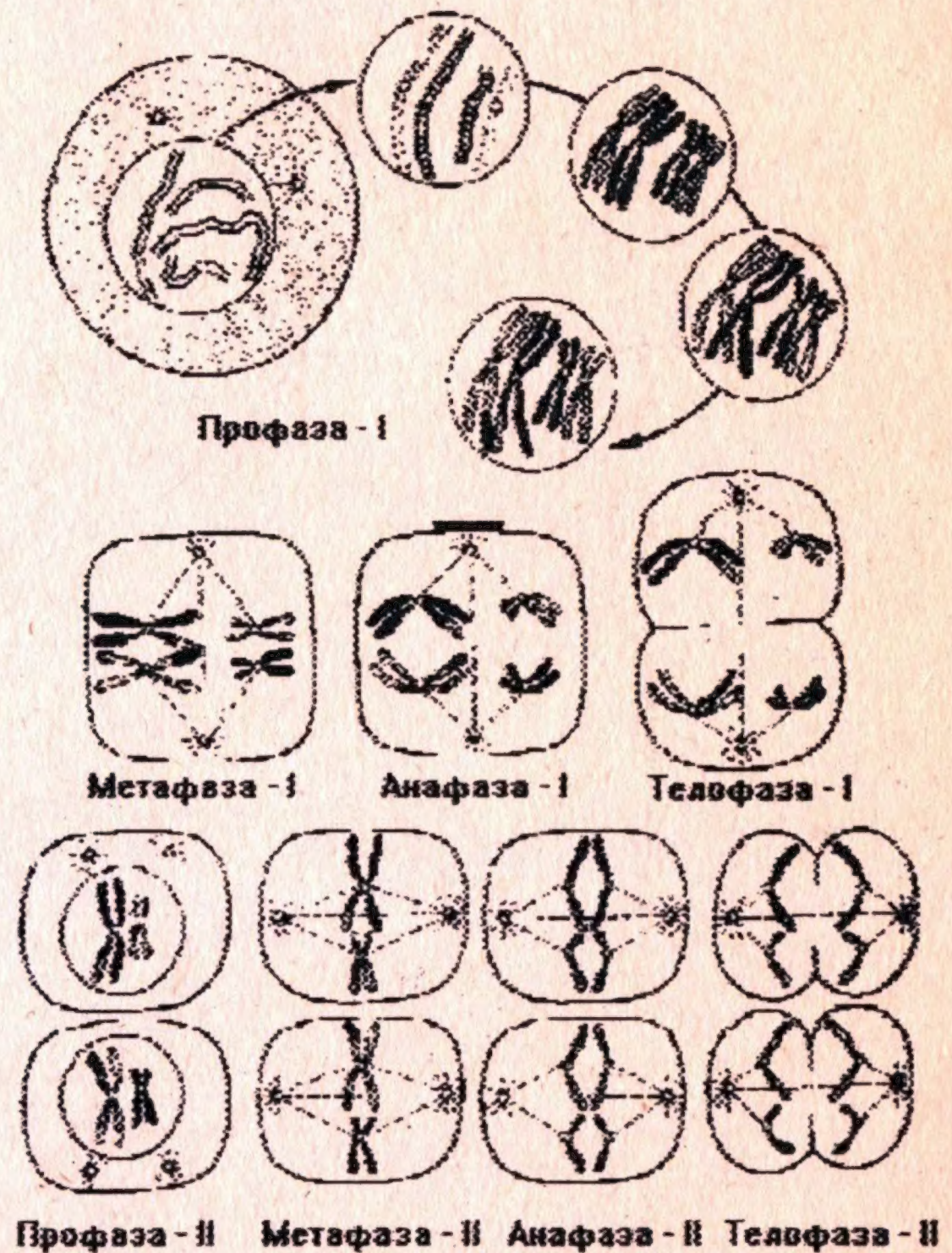


Рис. 12

Профаза-I. Идет спирализация ДНК; хромосомы становятся видимыми как тонкие длинные нити. Происходит конъюгация гомологичных хромосом. *Конъюгацией* называют процесс точного и тесного сближения гомологичных хромосом, при котором каждая точка одной хромосомы совмещается с соответствующим локусом другой гомологичной

хромосомы. В результате этого образуются *биваленты* (тетрады). В дальнейшем между гомологичными хромосомами может произойти *кроссинговер* — обмен гомологичными участками. Обмениваются участками две рядом лежащие несестринские хроматиды; в результате такого обмена все четыре хроматиды, составляющие бивалент, оказываются генетически различными.

Метафаза-I. Спирализация хромосом достигает максимума и биваленты выстраиваются по экватору клетки; к центромерам гомологичных хромосом присоединяются нити веретена деления.

Анафаза-I. Гомологичные хромосомы из бивалентов начинают движение к различным полюсам клетки; из каждого бивалента одна гомологичная хромосома устремляется к одному, а вторая к противоположному полюсу.

Телофаза-I. Из каждой пары гомологичных хромосом в дочернюю клетку попадает только одна. Число хромосом уменьшается в два раза, хромосомный набор становится *гаплоидным*. Однако каждая хромосома состоит из двух хроматид, т. е. по-прежнему содержит удвоенное количество ДНК и, следовательно, хромосомный набор клетки после завершения первого мейотического деления будет $1n2c$. В телофазе-I на непродолжительное время образуется ядерная оболочка.

Поскольку отдельные хромосомы гаплоидных дочерних клеток продолжают оставаться удвоенными, во время интерфазы между первым и вторым делениями мейоза редупликации ДНК не происходит. Клетки, образовавшиеся в результате 1-го деления созревания, отличаются по составу отцовских и материнских хромосом и, следовательно, по набору генов.

Второе мейотическое деление — *уравнительное*. Биологический смысл второго мейотического деления заключается в том, что количество ДНК приводится в соответствие хромосомному набору. Второе деление мейоза в общем протекает так же, как обычное митотическое деление, с той лишь разницей, что делящаяся клетка гаплоидна ($1n2c$).

В **анафазе-II** центромеры, соединяющие сестринские хроматиды в каждой хромосоме, делятся, и как в митозе, с этого момента они становятся самостоятельными дочерними хромосомами и начинают движение к разным полюсам клетки. С завершением **телофазы-II** заканчивается и весь процесс мейоза: из исходной первичной половой клетки образовались четыре гаплоидные клетки с хромосомным набором $1n1c$. При сперматогенезе все эти клетки в дальнейшем преобразуются в сперматозоиды, а при овогенезе образуется лишь одна яйцеклетка и три маленьких редуцированных тельца, которые вскоре погибают.

Период формирования

Формирование характерно только для сперматогенеза и состоит в образовании сперматозоида (рис. 13). Сущность образования сперматозоида заключается в приобретении клетками определенной формы и размеров, соответствующих их специфической функции.

Функция сперматозоидов состоит в доставке в яйцеклетку генетической информации и стимуляции ее развития. В связи с этим



Рис. 13

после завершения мейоза половая клетка подвергается и глубокой перестройке. Аппарат Гольджи располагается на переднем конце головки, преобразуясь в концевое тельце — акросому, выделяющую ферменты, растворяющие мембрану яйца.

Митохондрии компактно упаковываются вокруг появившегося жгутика, образуя шейку. Сформированный сперматозоид содержит также центриоль.

Осеменение и оплодотворение

Осеменением называют выделение самцом семенной жидкости на кладку яиц или введение ее в половые пути самки. Большинству водных животных и организмам, размножение которых неразрывно связано с водой, свойственно *внешнее осеменение*. Эти животные в период размножения выделяют половые продукты — яйцеклетки и сперматозоиды — в воду, где происходит оплодотворение. У животных, обитающих на суше, развиваются наружные половые органы, обеспечивающие перенос семенной жидкости из половых путей самца в половые пути самки, где и наступает оплодотворение. Это *внутреннее осеменение*. При осеменении всегда выделяется большое количество сперматозоидов.

Оплодотворение представляет собой процесс слияния сперматозоида с яйцеклеткой, в результате чего возникает зигота.

Индивидуальное развитие организмов (онтогенез)

Онтогенезом называют совокупность процессов, протекающих в организме с момента образования зиготы до смерти. Его подразделяют на два этапа: *эмбриональный* и *постэмбриональный*.

Эмбриональный период

Эмбриональным считают период зародышевого развития с момента образования зиготы до выхода из яйцевых оболочек или рождения. В процессе зародышевого развития эмбрион проходит стадии дробления, гаструляции, первичного органогенеза и дальнейшей дифференцировки органов и тканей.

Дробление. Дроблением называют процесс образования многоклеточного однослойного зародыша — бластулы. Для дробления характерно: 1) деление клеток путем митоза; 2) очень короткий митотический цикл; 3) бластомеры не дифференцированы и в них не используется наследственная информация; 4) бластомеры не растут; 5) цитоплазма зиготы не перемешивается и не перемещается.

Ланцетник (рис. 14). Первая борозда дробления проходит в меридиональной плоскости, соединяющей оба полюса — вегетативный и анимальный, и делит зиготу на две одинаковые клетки. Это стадия двух бластомеров. Вторая борозда также меридиональна, но перпендикулярна первой. Она разделяет оба бластомера, возникших в результате первого деления, надвое — образуются четыре сходных бластомера. Следующая, третья, борозда дробления — широтная. Она пролегает несколько выше экватора и делит все четыре бластомера сразу на восемь клеток. В дальнейшем борозды дробления чередуются. По мере увеличения числа клеток деление их становится неодновременным. Бластомеры все дальше и дальше отходят от центра зародыша, образуя полость. В конце дробления зародыш принимает форму пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток, тесно прилегающих друг к другу. Внутренняя полость зародыша, первоначально сообщавшаяся



Рис. 14. Полное и равномерное дробление

с внешней средой через щели между бластомерами, в результате их плотного смыкания становится совершенно изолированной. Эта полость носит название первичной полости тела — бластоцеля. Завершается дробление образованием однослойного многоклеточного зародыша — бластулы.

Гаструляция. Гаструляцией называют процесс образования двуслойного зародыша гаструлы. Зародыш на этой стадии состоит из явно разделенных пластов клеток, так называемых **зародышевых листков**: наружного, или эктодермы и внутреннего, или энтодермы. Для гаструляции характерно: 1) перемещение клеточных масс; 2) начало использования наследственного материала клеток зародыша и появление первых признаков дифференцировки клеток; 3) клеточное деление выражено слабо; 4) появление первых тканей.

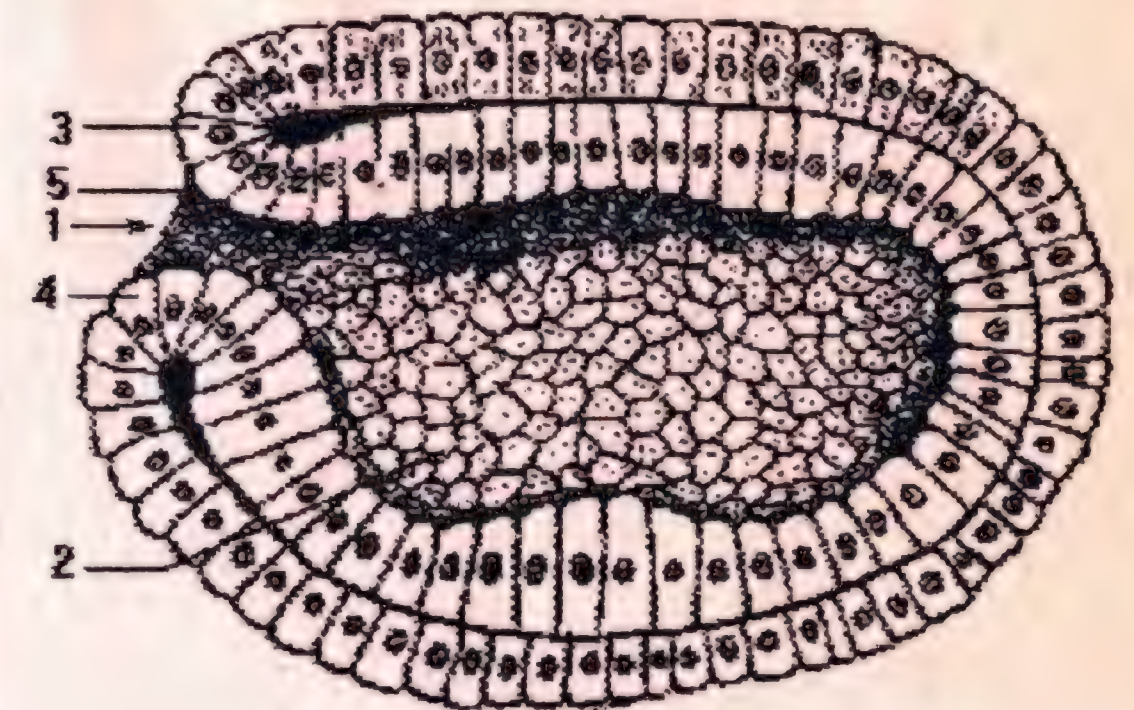


Рис. 15а. Продольный разрез гаструлы ланцетника. 1 — бластопор, 2 — гастральная полость, 3 — спинная губа, 4 — брюшная губа, 5 — боковая губа бластопора

У ланцетника гаструляция осуществляется путем впячивания части стенки бластулы в первичную полость тела (рис. 15а, 15б). При этом клетки вегетативного полюса бластулы дают начало энтодерме, а клетки анимального полюса — эктодерме. Вход в гаструлу является первичным ртом — бластопором.

Первичный органогенез. После завершения гаструляции у зародыша образуется комплекс осевых органов: нервная трубка, хорда, кишечная трубка. У ланцетника эктодерма спинной стороной прогибается по

средней линии, превращаясь в желобок, а эктодерма, расположенная справа и слева от него,

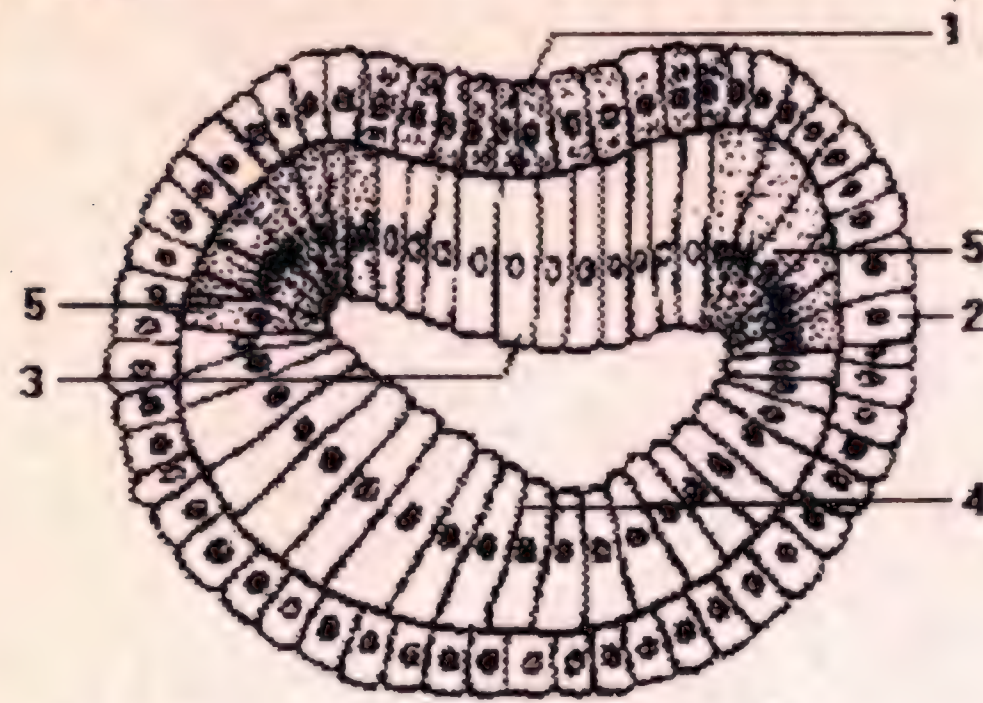


Рис 156. Поперечный разрез бластулы ланцетника. 1—зачаток нервной системы, 2—зачаток кожной эктодермы, 3—зачаток хорды, 4—зачаток кишки, 5—зачаток мезодермы

начинает нарастать на его края. Желобок — зачаток нервной системы — погружается под эктодерму, и края его смыкаются. Образуется нервная трубка. Вся остальная эктодерма — зачаток кожного эпителия. На этой стадии зародыш носит название *нейрулы* (рис. 16). Спинная часть энтодермы,

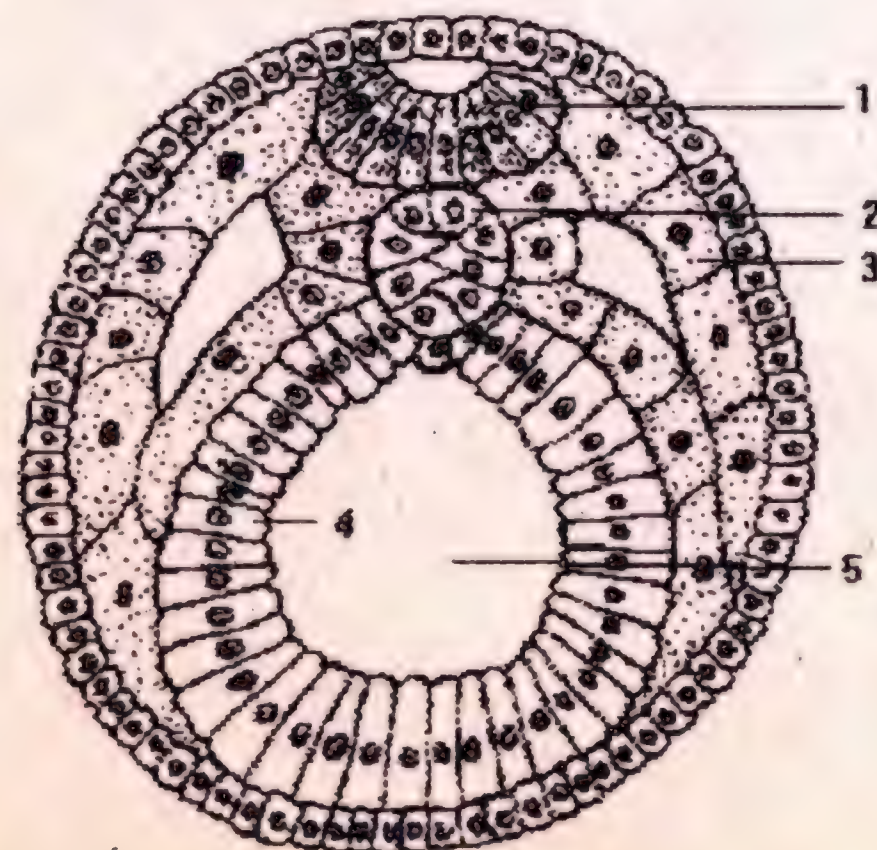


Рис. 16. 1—нервная трубка, 2—хорда, 3—мезодерма, 4—кишечная трубка, 5—просвет кишки

располагающаяся непосредственно под нервным зачатком, обособляется от остальной энтодермы и сворачивается в плотный тяж — хорду. Из оставшейся части энтодермы развивается мезодерма и эпителий кишечника.

Дальнейшая дифференцировка клеток зародыша приводит к возникновению многочисленных производных зародышевых листков — органов и тканей.

Дифференцировка, или дифференцирование, — это процесс возникновения и нарастания структурных и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша. С морфологической точки зрения, дифференцирование выражается в том, что образуются несколько сотен типов клеток специфического строения, отличающихся друг от друга. С биохимической точки зрения, специализация клеток заключается в синтезе определенных белков, свойственных только данному типу клеток. Биохимическая специализация клеток обеспечивается *дифференциальной активностью генов*, т. е. в клетках разных зародышевых листков — зачатков определенных органов и систем — начинают функционировать разные группы генов. При дальнейшей дифференцировке клеток, входящих в состав зародышевых листков, из *ектодермы* образуются: нервная система, органы чувств, эпителий кожи, эмаль зубов; из *энтодермы* — эпителий средней кишки, пищеварительные железы — печень и поджелудочная железа, эпителий жабр и легких; из *мезодермы* — мышечная ткань, соединительная ткань, кровеносная система, почки, половые железы и др. У разных видов животных одни и те же зародышевые листки дают начало одним и тем же органам и тканям. Это значит, что они **гомологичны**.

Гомология зародышевых листков подавляющего большинства животных — одно из доказательств единства животного мира.

Эмбриональная индукция. Эмбриональную индукцию можно определить как явление, при котором в процессе эмбриогенеза один зачаток влияет на другой, определяя путь его развития, и, кроме того, сам подвергается индуцирующему воздействию со стороны первого зачатка.

Постэмбриональный период развития

В момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек заканчивается эмбриональный и начинается **постэмбриональный период развития**. Постэмбриональное развитие может быть **прямым** или **непрямым** и сопровождаться **превращением** (*метаморфозом*). При прямом развитии из яйцевых оболочек или из тела матери выходит организм небольших размеров, но в нем заложены все основные органы, свойственные взрослому животному (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). Постэмбриональное развитие у этих животных сводится в основном к росту и половому созреванию — *дорепродуктивный* период; размножению — *репродуктивный* период и старению — *пострепродуктивный* период. При развитии с метаморфозом из яйца выходит личинка, обычно устроенная проще взрослого животного, со специальными личиночными органами, отсутствующими во взрослом состоянии. Личинка питается, растет и со временем личиночные органы заменяются органами, свойственными взрослым животным. При *неполном метаморфозе* замена личиночных органов происходит постепенно, без прекращения активного питания и перемещения организма (саранча, амфибии). *Полный метаморфоз* включает стадию куколки, в которой личинка преобразовывается во взрослое животное — имаго (бабочки).

Значение метаморфоза заключается: 1) личинки могут самостоятельно питаться и растут, накапливая клеточный материал для формирования постоянных органов, собственных взрослым животным, 2) свободноживущие личинки прикрепленных или паразитических животных играют важную роль в расселении вида, в расширении ареала их обитания, 3) смена образа жизни или среды обитания в процессе индивидуального развития в результате того, что личиночные формы некоторых животных живут в иных условиях и имеют другие источники питания, чем взрослые особи, снижает интенсивность борьбы за существование внутри вида.

Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков

Закон зародышевого сходства К. Бэра: «Эмбрионы обнаруживают, уже начиная с самых ранних стадий, известное общее сходство в пределах типа». Сходство зародышей разных систематических групп свидетельствует об общности их происхождения. В дальнейшем в строении зародышей проявляются признаки класса, рода, вида и, наконец, признаки, характерные для данной особи. Расхождение признаков зародышей в процессе развития называется *эмбриональной дивергенцией* и объясняется историей развития данного вида, отражая эволюцию той или иной систематической группы животных. Это нашло отражение в сформулированном Ф.Мюллером и Э. Геккелем в XIX в. биогенетическом законе: «онтогенез (индивидуальное развитие) каждой особи есть краткое и быстрое повторение филогенеза (исторического развития) вида, к которому эта особь относится». Большой вклад в развитие биогенетического закона внес российский ученый акад. А. Н. Северцов. Им было установлено, что в индивидуальном развитии животных повторяются признаки не взрослых предков, а их зародышей. Филогенез рассматривается теперь как исторический ряд отобранных естественным отбором онтогенезов.

Закономерности наследственности

Генетика изучает два фундаментальных свойства живых организмов — **наследственность** и **изменчивость**. Наследственность определяется как *способность родителей передавать свои признаки, свойства и особенности развития следующему поколению*.

Основные понятия генетики

Ген — участок молекулы ДНК (или участок хромосомы), определяющий возможность развития отдельного элементарного признака, или синтез одной белковой молекулы.

Хромосома — самостоятельная ядерная структура, имеющая плечи и центромеру и включающая две хроматиды.

Гомологичные хромосомы — сходные по строению и несущие в одних и тех же локусах аллельные гены, отвечающие за развитие одного и того же признака.

Аутосомы — хромосомы одинаковые у обоих полов.

Половые хромосомы (гетерохромосомы) — хромосомы, по которым оба пола различаются между собой.

Аллельные гены — гены, расположенные в одних и тех же локусах (местах) гомологичных хромосом и отвечающие за развитие одного признака.

Доминантный ген — ген, подавляющий проявление другого аллельного гена — *рецессивного*. Доминантный ген проявляется в виде признака как в гомозиготном, так и в гетерозиготном организме. Рецессивный проявляется только в гомозиготном организме.

Гомозиготный организм — организм, у которого в одних и тех же локусах гомологичных хромосом расположены одинаковые по последовательности нуклеотидов гены. Гомозиготные организмы при гаметогенезе образуют один сорт гамет по данной паре

аллелей; вследствие этого при скрещивании друг с другом или самоопылении в их потомстве не наблюдается расщепления по исследуемому признаку.

Гетерозиготный организм — организм, у которого в одних и тех же локусах гомологичных хромосом расположены неодинаковые по последовательности нуклеотидов аллельные гены (например, доминантный и рецессивный). Гетерозиготные организмы при гаметогенезе образуют два сорта гамет по данной паре аллелей; вследствие этого при скрещивании друг с другом или самоопылении в их потомстве всегда наблюдается расщепление по исследуемым признакам.

Расщепление — появление в потомстве нескольких групп фенотипов и/или генотипов.

Чистая линия (сорт, порода, штамм) — совокупность гомозиготных по одной или нескольким аллелям организмов, при скрещивании которых между собой или при самоопылении расщепления по избранным признакам не наблюдается.

Доминирование — явление, при котором доминантный ген полностью подавляет проявление другого аллельного гена — рецессивного.

Неполное доминирование — явление, при котором доминантный ген неполностью подавляет проявление другого аллельного гена, и наследование признака носит промежуточный характер.

Кодоминирование — явление, при котором в гетерозиготном организме оба аллельных гена проявляются в полной мере и не оказывают влияния друг на друга.

Сверхдоминирование — явление, при котором в гетерозиготном организме степень выраженности признака большая, чем в гомозиготном по доминантному признаку.

Наследование — способ передачи признака из поколения в поколение и характер его проявления у потомства.

Генотип — совокупность взаимодействующих генов организма.

Фенотип — совокупность всех признаков организма.

Геном — совокупность генов организма.

Множественный аллелизм — явление, характеризующее наличие более чем двух вариантов одного и того же аллельного гена, причем каждый вариант аллеля определяет вариант одного и того же признака.

Генофонд — совокупность всех вариантов каждой из аллелей, характерная для популяции или вида в целом.

Гибридологический метод. Разработан Г. Менделем. Заключается в гибридизации (скрещивании) особей, принадлежащих к разным чистым линиям и отличающимся друг от друга по альтернативным признакам. В ряду поколений от такого скрещивания проводится точный количественный учет распределения признаков в потомстве — оно носит четкие статистические закономерности.

Моногибридное скрещивание. Скрещивание, при котором наблюдают за наследованием одной пары альтернативных признаков.

Ди- и полигибридное скрещивание. Скрещивание, при котором наблюдают за наследованием двух или более пар признаков.

Анализирующее скрещивание проводят с целью установить генотип особи, имеющей доминантный фенотип. Для этого исследуемый организм скрещивают с гомозиготной рецессивной особью. Если исследуемый организм гомозиготен, то все потомство от такого скрещивания будет единообразным.

В случае гетерозиготности подвергнутой исследованию особи в потомстве будет наблюдаться расщепление в соотношении 1:1 по каждой гетерозиготной паре аллелей.

Законы Менделя

Первый закон Менделя — закон доминирования (закон единообразия гибридов первого поколения): «При скрещивании двух гомозиготных организмов, отличающихся по альтернативным вариантам одного и того же признака, все потомство от такого скрещивания окажется единообразным и будет нести признак одного из родителей» (рис. 17).

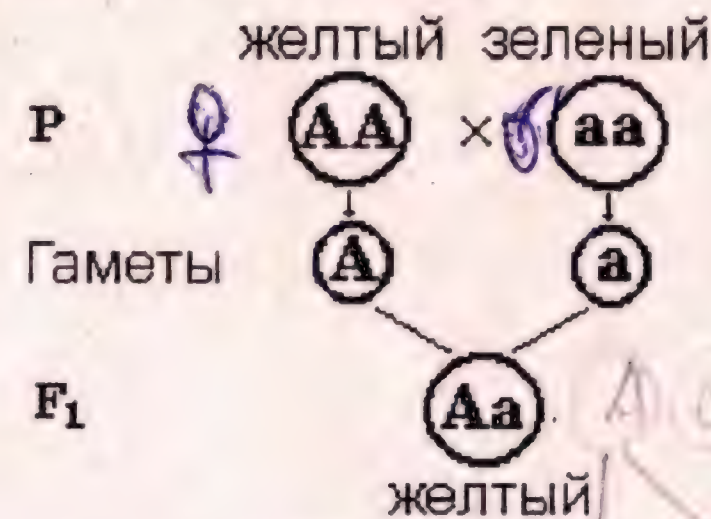


Рис. 17

Второй закон Менделя — закон расщепления можно сформулировать следующим образом: «При скрещивании двух потомков первого поколения между собой (двух гетерозиготных особей) во втором поколении наблюдается расщепление в определенном числовом соотношении: по фенотипу 3:1, по генотипу 1:2:1» (рис. 18).

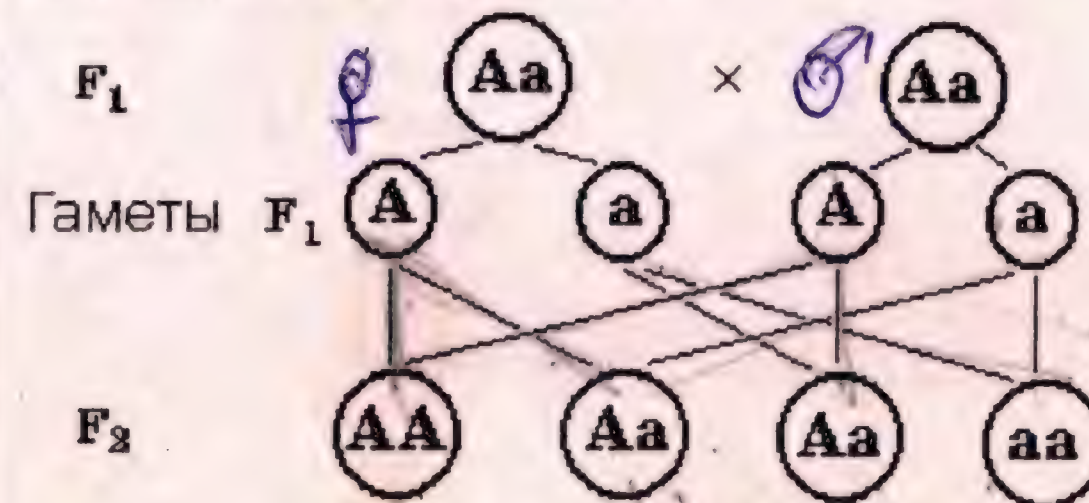


Рис. 18

Закон чистоты гамет. Появление во втором поколении (F₂) рецессивного признака одного из родителей (P) может иметь место

только при соблюдении двух условий: 1) если у гибридов наследственные факторы сохраняются в неизменном виде; 2) если половые клетки содержат только один наследственный фактор из аллельной пары. Закон чистоты гамет можно сформулировать следующим образом: «При образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из каждой аллельной пары». Цитологическим обоснованием закона чистоты гамет, а следовательно и всех закономерностей наследования признаков, является поведение хромосом в мейозе, в результате которого в клетках оказывается лишь одна хромосома из каждой гомологичной пары.

Третий закон Менделя — закон независимого комбинирования: «При скрещивании двух гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях» (рис. 19).

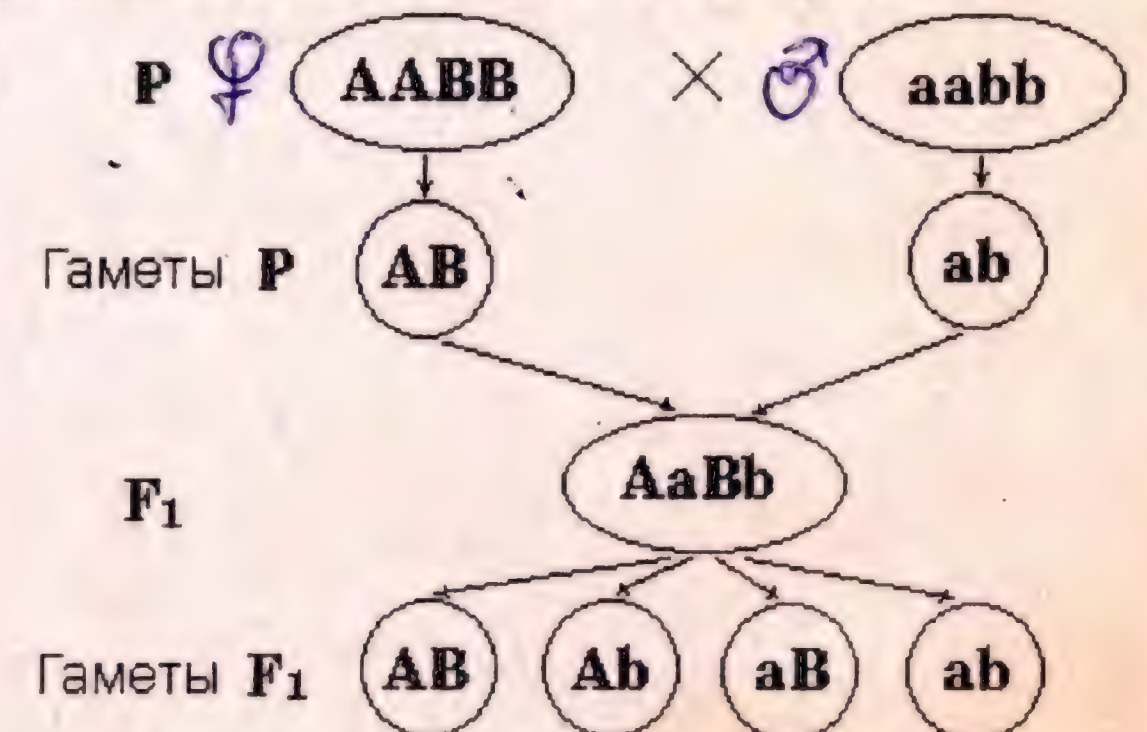


Рис. 19

При дигибридном скрещивании двух дигетерозигот (особей F₁) между собой, во втором поколении гибридов (F₂) будет наблюдаться расщепление признаков по фенотипу

в соотношении 9:3:3:1, т. е. сочетание двух вариантов обоих признаков позволит получить четыре группы фенотипов в потомстве. Если же рассмотреть наследование каждого признака в отдельности, то по каждому из них будет наблюдаться расщепление 3:1.

Хромосомная теория наследственности

1) Гены находятся в хромосомах. 2) Гены в хромосомах расположены линейно, друг за другом и не перекрываются. 3) Гены, расположенные в одной хромосоме, называются сцепленными и составляют группу сцепления. Поскольку в гомологичные хромосомы входят аллельные гены, отвечающие за развитие одних и тех же признаков, в группу сцепления включают обе гомологичные хромосомы; таким образом, количество групп сцепления соответствует числу хромосом в гаплоидном наборе. В пределах каждой группы сцепления в следствие кроссинговера происходит перекомбинирование генов. 4) Закон Моргана — «Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно».

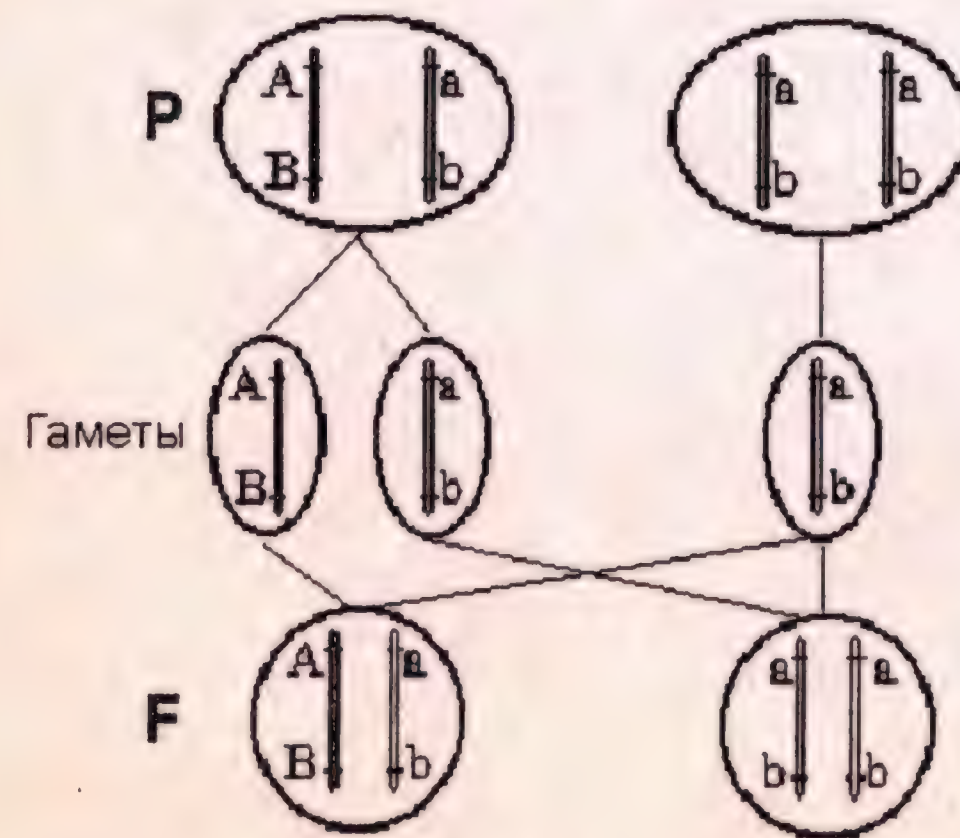


Рис. 20

Полное сцепление генов. Если гены расположены в хромосоме непосредственно друг

за другом, то кроссинговер между ними практически невероятен. Они почти всегда наследуются вместе и при анализирующем скрещивании наблюдается расщепление в соотношении 1:1 (рис. 20).

Неполное сцепление генов. Если гены в хромосомах расположены на некотором расстоянии друг от друга, то частота кроссинговера между ними возрастает и, следовательно, появляются кроссоверные хромосомы, несущие новые комбинации генов: Ab и aB (рис. 21).

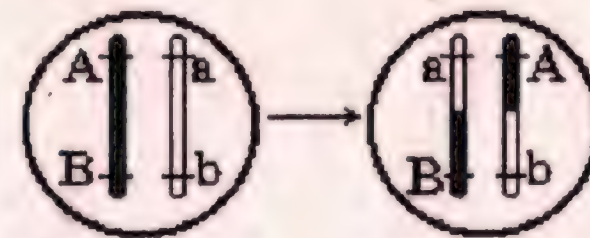


Рис. 21

Их количество прямо пропорционально расстоянию между генами. При неполном сцеплении в потомстве появляется некоторое количество кроссоверных форм, причем их количество зависит от расстояния между генами. Процент кроссоверных форм указывает на расстояние между генами, расположенными в одной хромосоме.

Сцепление с полом

Гены, расположенные в половых хромосомах, называют сцепленными с полом. В половых хромосомах имеются аллельные гены, наследование которых подчиняется общим закономерностям, характерным для аутосом, но кроме того как в X-, так и в Y-хромосоме находятся гены, не имеющие аллельной пары и присутствующие в гено- типе в единственном числе. Рецессивные аллели этих генов могут проявляться в виде признака в гетерогаметном организме. Например при наследовании дальтонизма:

D — нормальное цветовосприятие, d — дальтонизм. Половина мальчиков от такого брака будет страдать дальтонизмом.

$$P \quad X^D X^d \times X^D Y$$

$$\text{Гаметы} \quad X^D \quad X^d \quad X^D \quad Y$$

$$F \quad X^D X^D \quad X^D Y \quad X^D X^d \quad X^d Y$$

Рис. 22

При гемофилии (рис. 23) наследование выглядит следующим образом:

$$P \quad X^H X^h \times X^H Y$$

$$\text{Гаметы} \quad X^H \quad X^h \quad X^H \quad Y$$

$$F \quad X^H X^H \quad X^H Y \quad X^H X^h \quad X^h Y$$

Рис. 23

H — нормальная свертываемость, h — гемофилия. Половина мальчиков от такого брака будет страдать гемофилией.

При локализации гена в Y-хромосоме признаки передаются только от отца к сыну.

Взаимодействие неаллельных генов

Комплементарность — явление, при котором ген одной аллельной пары способствует проявлению генов другой аллельной пары.

1) У душистого горошка есть ген A, обуславливающий синтез бесцветного предшественника пигмента — пропигмента. Ген B определяет синтез фермента, под действием которого из пропигмента образуется пигмент. Цветки душистого горошка с генотипом aaBB и Aabb имеют белый цвет: в первом

случае есть фермент, но нет пропигмента, во втором — есть пропигмент, но нет фермента, переводящего пропигмент в пигмент (рис. 24):

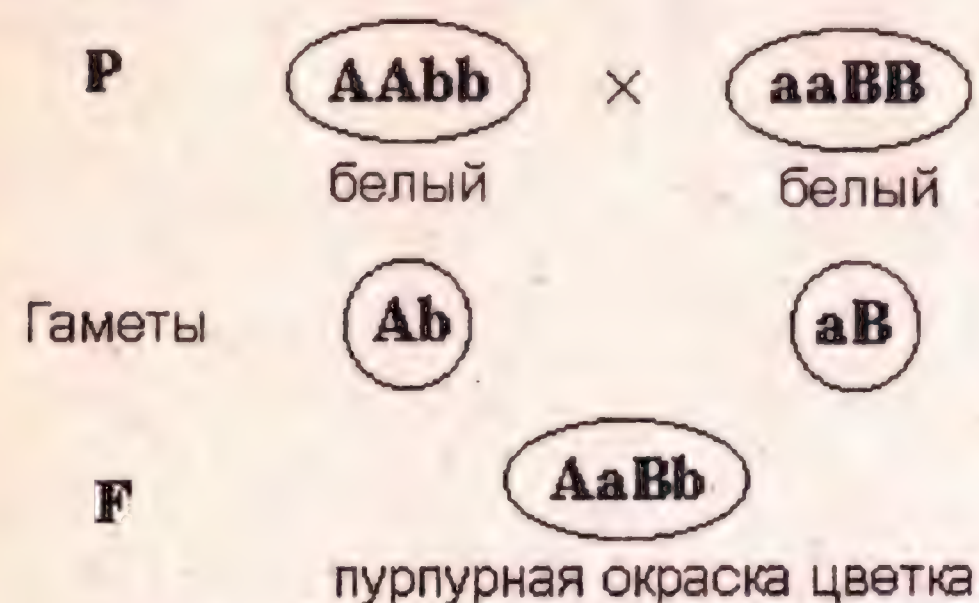


Рис. 24

2) *Новообразование признака* — наследование формы гребня у кур некоторых пород. В результате различных комбинаций генов возникают четыре варианта формы гребня:



Рис. 25. Форма гребня у петухов. А — простой (aabb); Б — гороховидный (aaBB или aaBb); В — ореховидный (AABB или AaBb); Г — розовидный (AAbb или Aabb)

Эпистаз — явление, при котором ген одной аллельной пары препятствует проявлению генов из другой аллельной пары, например развитие окраски плодов у тыквы. Окрашенными плоды тыквы будут только в том случае, если в генотипе растений отсутствует доминантный ген В из другой аллельной пары. Этот ген подавляет развитие окраски у плодов тыквы, а его рецессивная аллель b не мешает окраске развиваться (Aabb — желтые плоды; aabb — зеленые плоды; AABB и aaBB — белые плоды).

Полимерия — явление, при котором степень выраженности признака зависит от действия нескольких различных пар аллельных генов, причем чем больше в генотипе доминантных генов каждой пары, тем ярче выражен признак. У пшеницы красный цвет зерен определяется двумя генами: A_1 , A_2 . Неаллельные гены обозначены здесь одной буквой А(а) потому, что определяют развитие одного признака. При генотипе $A_1A_1A_2A_2$ окраска зерен наиболее интенсивная, при генотипе $a_1a_1a_2a_2$ они имеют белый цвет. В зависимости от числа доминантных генов в генотипе можно получить все переходы между интенсивно красной и белой окраской (рис. 26):



Рис. 26. Наследование окраски зерен пшеницы (полимерия)

Закономерности изменчивости

Изменчивостью называют способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Изменчивость отражает взаимосвязь организма с внешней средой. Различают наследственную, или генотипическую, и ненаследственную, или модификационную, изменчивость.

Наследственная (генотипическая) изменчивость

К наследственной изменчивости относят такие изменения признаков организма, которые определяются генотипом и сохраняются в ряду поколений. Наследственные изменения генетического материала называют **мутациями**.

Классификация мутаций. Мутации можно объединять в группы — классифицировать по характеру проявления, по месту или по уровню их возникновения.

Мутации по характеру проявления бывают **доминантными** и **рецессивными**. Мутации нередко понижают жизнеспособность или плодовитость. Мутации, резко снижающие жизнеспособность, частично или полностью останавливающие развитие, называют полудетальными, а несовместимые с жизнью — детальными. Мутации подразделяют по месту их возникновения. Мутация, возникшая в половых клетках, не влияет на признаки данного организма, а проявляется только в следующем поколении. Такие мутации называют **генеративными**. Если изменяются гены в соматических клетках, такие мутации проявляются у данного организма и не передаются потомству при половом размножении. Но при бесполом размножении, если организм развивается из клетки или группы клеток, имеющих изменившийся — мутировавший — ген, мутации могут передаваться потомству. Такие мутации называют **соматическими**.

Мутации классифицируют по уровню их возникновения.

1. Изменения, обусловленные заменой одного или нескольких нуклеотидов в пределах одного гена, называются **генными**, или **точковыми**, мутациями. Они влекут за собой изменение структуры строения белков,

закключающееся в появлении новой последовательности аминокислот в полипептидной цепи, и, как следствие, изменения функциональной активности белковой молекулы.

2. Изменения структуры хромосом называются **хромосомными** мутациями. Эти мутации могут возникать вследствие утраты части хромосомы. Если в утраченный участок входят жизненно важные гены, то такая мутация может привести организм к гибели. Потеря небольшой части 21-й хромосомы у человека служит причиной развития у детей тяжелого заболевания — острого лейкоза. В других случаях оторвавшийся участок может присоединиться к негомологичной хромосоме, в результате чего возникает новая комбинация генов, изменяющая характер их взаимодействия.

3. К мутациям относятся также **изменения кариотипа**, кратные или не кратные гаплоидному числу хромосом. Вследствие нерасхождения какой-либо пары гомологичных хромосом в мейозе одна из образовавшихся гамет содержит на одну хромосому меньше, а другая на одну хромосому больше, чем в нормальном гаплоидном наборе — **анэуплоидия**. В таких случаях нарушение генного баланса сопровождается нарушением развития. Например болезнь Дауна у человека, причина которой — присутствие в кариотипе трех хромосом 21-й пары. Увеличение числа хромосомных наборов — **полиплоидия**, также является мутацией, но приводит, как правило, к усилению функциональной активности.

Свойства мутаций. 1. Мутации возникают внезапно, скачкообразно. 2. Мутации наследственны, т. е. стойко передаются из поколения в поколение. 3. Мутации ненаправлены — мутировать может любой локус, вызывая изменения как незначительных,

так и жизненно важных признаков. 4. Одни и те же мутации могут возникать повторно. 5. По своему проявлению мутации могут быть полезными и вредными, доминантными и рецессивными.

Способность к мутированию — одно из свойств гена. Каждая отдельная мутация вызывается какой-то причиной, но в большинстве случаев эти причины неизвестны. Мутации связаны с изменениями во внешней среде. Это убедительно доказывается тем, что путем воздействия внешними факторами удастся резко повысить их число.

Комбинативная изменчивость

Изменчивость может быть обусловлена не только мутациями, но и сочетаниями отдельных генов и хромосом, новая комбинация которых при размножении приводит к изменению определенных признаков и свойств организма. Такой тип изменчивости называют **комбинативной наследственной изменчивостью**. Новые комбинации генов возникают: 1) при кроссинговере, во время профазы первого мейотического деления; 2) во время независимого расхождения гомологичных хромосом в анафазе первого мейотического деления; 3) во время независимого расхождения дочерних хромосом в анафазе второго мейотического деления и 4) при слиянии разных половых клеток.

Зависимость проявления генов от условий внешней среды (фенотипическая изменчивость)

1) Выражение гена в виде признака зависит от **генотипической среды**. 2) На развитие признака влияют регуляторные системы организма. 3) Каждый организм развивается и обитает в определенных внешних условиях. Все факторы окружающей среды могут изменять морфологические и физиологические свойства организмов, т. е. их фенотип.



Рис. 27. Кривая нормы реакции. а—б — пределы модификационной изменчивости, в — средняя норма

Если рассмотреть проявление какого-либо признака в группе организмов, то можно заметить, что степень его выраженности различна у разных организмов. Однако, большая часть особей будет обладать средними значениями изучаемого признака или свойства, и чем дальше отклонения от средней нормы, тем меньшее число особей будет обладать такими отличиями. Степень варьирования признака или, другими словами, **пределы модификационной изменчивости**, называется **нормой реакции**. Широта нормы реакции обусловлена генотипом и зависит от важности признака в жизнедеятельности организма.

Свойства модификаций. 1) ненаследуемость; 2) групповой характер изменений; 3) соотнесение изменений действию определенного фактора среды; 4) обусловленность пределов изменчивости генотипом.

Модификационная изменчивость не имеет прямого влияния на эволюционные преобразования, но смягчает давление естественного отбора.

Основы селекции

Селекция представляет собой науку о создании новых и улучшении существующих пород домашних животных и сортов культурных растений. Вместе с тем под селекцией понимают и сам процесс изменения живых организмов, осуществляемый человеком для своих потребностей. Все современные домашние животные и возделываемые человеком растительные культуры произошли от диких предков. Процесс превращения диких животных и растений в культурные формы называют *одомашниванием*.

Центры многообразия и происхождения культурных растений

С целью изучения многообразия и географического распространения культурных растений Н. И. Вавилов организовал многочисленные экспедиции как в пределах территории нашей страны, так и во многие зарубежные страны. Н. И. Вавилов выделил 7 центров происхождения культурных растений.

Центры происхождения культурных растений, как показывают археологические исследования, тесно связаны с районами одомашнивания животных. Такие регионы получили название центров *доместикации*. Многочисленные зоологические исследования подтвердили, что для каждого вида домашних животных, несмотря на обилие пород, существует как правило один дикий предок.

Центры происхождения культурных растений (по Н. И. Вавилову)

Название центра и географическое положение	Виды культурных растений
Южноазиатский тропический: тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай, о-ва Юго-Восточной Азии	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, огурец, баклажан, черный перец и др. (50% культурных растений)
Восточноазиатский: Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры — слива, вишня, редька и др. (20% культурных растений)
Юго-Западноазиатский: Малая Азия, Средняя Азия, Иран, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лен, конопля, репа, морковь, чеснок, виноград, абрикос, груша и др. (14% культурных растений)
Средиземноморский: страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свекла, маслины, клевер, чечевица, кормовые травы (11% культурных растений)
Абиссинский: Абиссинское нагорье Африки	Твердая пшеница, ячмень, кофейное дерево, сорго, бананы
Центральноамериканский: южная Мексика	Кукуруза, длинноволочный хлопчатник, какао, тыква, табак
Южноамериканский: Южная Америка вдоль западного побережья	Картофель, ананас, хинное дерево

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости

На основе изучения богатейшего коллекционного материала Н. И. Вавиловым были сделаны важные обобщения, послужившие крупным вкладом в теорию селекции. Изучение наследственной изменчивости у культурных растений и их предков позволило Н. И. Вавилову сформулировать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство».

Методы селекции растений и животных

Основная задача селекции — создание высокопродуктивных пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов, наилучшим образом удовлетворяющих пищевые и технические потребности человека. **Породой и сортом** (чистой линией) называют популяцию организмов, искусственно созданную человеком, которая характеризуется специфическим генофондом, наследственно закрепленными морфологическими и физиологическими признаками, определенным уровнем и характером продуктивности. Каждой породе или сорту свойственна присущая ему норма реакции.

Отбор и гибридизация

Основными методами селекции являются **отбор** и **гибридизация**. В растениеводстве по отношению к перекрестноопыляющимся растениям нередко применяется **массовый отбор**. При таком отборе в посеве сохраняют растения только с желательными качествами. При повторном посеве снова отбирают растения с определенными признаками. **Индивидуальный отбор** сводится к выделению отдельных особей и получению от них потомства. Индивидуальный отбор приводит к выделению **чистой линии** — группы генетически однородных (гомозиготных) организмов. Путем отбора были выведены многие ценные сорта культурных растений. Для внесения в генофонд создаваемого сорта растений или породы животных ценных генов и получения оптимальных комбинаций признаков применяют **гибридизацию** с последующим **отбором**. При скрещивании разных пород животных или сортов растений, а также **при межвидовых скрещиваниях** в первом поколении гибридов повышается жизнеспособность и наблюдается мощное развитие. Это явление получило название **гибридной силы**, или **гетерозиса**. Оно объясняется переходом многих генов в гетерозиготное состояние и взаимодействием благоприятных доминантных генов. При последующих скрещиваниях гибридов между собой гетерозис затухает вследствие выщепления гомозигот.

Преодоление бесплодия межвидовых гибридов. Впервые это удалось осуществить в начале 20-х годов советскому генетику Г. Д. Карпеченко при скрещивании редьки и капусты. Это вновь созданное человеком растение не было похоже ни на редьку, ни на капусту. Стручки занимали как бы промежуточное положение и состояли из двух половинок, из которых одна напоминала стручок капусты, другая — редьки.

Искусственный мутагенез. Естественные мутации, сопровождающиеся появлением полезных для человека признаков, возникают очень редко. На их поиски приходится затрачивать много сил и времени. Частота мутаций резко повышается при воздействии **мутагенов**. К ним относятся некоторые химические вещества, а также ультрафиолетовое и рентгеновское излучения. Эти воздействия нарушают строение молекул ДНК и служат причиной резкого возрастания частоты мутаций. Наряду с вредными мутациями нередко обнаруживаются и полезные, которые используются учеными в селекционной работе. Путем воздействия мутагенами в растениеводстве получают и полиплоидные растения, отличающиеся более крупными размерами, высокой урожайностью и более активным синтезом органических веществ.

Селекция микроорганизмов

Микроорганизмы интенсивно используются в самых разнообразных технологических процессах. Продукты жизнедеятельности прокариот и одноклеточных эукариот с каждым годом все более широко применяют в разных отраслях народного хозяйства, где используется ферментативная деятельность этих организмов (в основном грибов и бактерий): в хлебопечении, пивоварении, виноделии, приготовлении многих молочных продуктов. Технологию получения необходимых человеку продуктов из живых клеток или с их помощью называют **биотехнологией**.

Работы И. В. Мичурина. В практике улучшения плодово-ягодных культур особое место занимает селекционная работа И. В. Мичурина. Ученый брал родительские растения из отдаленных географических областей, скрещивая их между собой. Подобными методами были выведены такие ценные сорта, как груша Бере зимняя Мичурина (от скрещивания южного сорта груши Бере Рояль и дикой уссурийской груши) и яблони Бельфлер-китайка (от американской яблони Бельфлер желтый и китайской яблони, растущей в Сибири). Важным этапом в работе Мичурина было целенаправленное **воспитание** гибридных семян. Оно заключалось в том, что в определенный период их развития создавались условия для доминирования признаков одного и подавления признаков другого родителя. Эффективное **управление доминированием**, которым пользовался И. В. Мичурин, состоит в различных способах обработки почвы — внесения удобрений в определенный период развития растения; **прививки** в крону другого растения и т. д. Применялся и метод **ментора** — воспитание на **подвое**, т. е. на растении, в крону которого привит черенок. И. В. Мичурин применял также отдаленную гибридизацию. Им получен своеобразный гибрид вишни и черемухи — церападус, а также гибрид терна и сливы, яблони и груши, персика и абрикоса. Все мичуринские сорта воспроизводятся путем вегетативного размножения.

Развитие биологии до Дарвина

Под *эволюцией живого мира* понимают закономерный процесс исторического развития природы с момента самого возникновения жизни на нашей планете до современности. Сущность этого процесса состоит как в непрерывном приспособлении живого к постоянно меняющимся условиям окружающей среды, так и в появлении все более сложно устроенных форм живых организмов. В ходе биологической эволюции осуществляется преобразование видов, на этой основе возникают новые виды.

История представлений о развитии жизни на Земле

Первая попытка систематизировать накопленные знания о растениях и животных и их жизнедеятельности была осуществлена Аристотелем (IV в. до н. э.), но еще задолго до него в литературных памятниках различных народов древности излагалось много интересных сведений об организации живой природы, главным образом связанных с агрономией, животноводством и медициной. Сами же биологические знания уходят корнями в глубокую древность и базируются на непосредственной практической деятельности людей. По наскальным рисункам кроманьонского человека (13 тыс. лет до н. э.) можно установить, что уже в то время люди хорошо различали большое число животных, служивших объектом их охоты.

С установлением господства христианской церкви в Европе распространяется официальная точка зрения, основанная на библейских текстах: все живое создано Богом и остается неизменным. Такое направление в развитии биологии средневековья называют **креационизмом**.

Система органической природы К. Линнея

Большой вклад в создание системы природы внес выдающийся шведский естествоиспытатель Карл Линней. Ученый описал более 8000 видов растений, установил единообразную терминологию и порядок описания видов. Он объединил сходные виды в роды, сходные роды — в отряды, а отряды — в классы. В основу своей классификации он положил принцип *иерархичности* (т. е. соподчиненности) *таксонов*. В системе Линнея самым крупным таксоном был класс, самым мелким — вид, разновидность. Линней закрепил использование в науке *бинарной* (т. е. двойной) номенклатуры для обозначения видов. С тех пор каждый вид называется двумя словами: первое слово означает *род* и является общим для всех входящих в него видов, второе слово — *видовое* название. В дальнейшем в систему были введены некоторые дополнительные категории: *семейство*, *подкласс* и др., а высшим таксоном стал *тип*. Линней создал самую совершенную для того времени систему органического мира, включив в нее всех известных тогда животных и все известные растения. Однако произвольность в выборе признаков для классификации (у растений — строение тычинок и пестиков; у животных — строение клюва у птиц, строение зубов у млекопитающих) привела Линнея к ряду ошибок. Линней признавал искусственность своей системы и указывал на необходимость разработки естественной системы природы. Как теперь известно, *естественная* система отражает *происхождение животных и растений и основана на их родстве и сходстве по совокупности существенных черт строения*.

Эволюционная теория Ж.-Б. Ламарка

Ученым, создавшим первую эволюционную теорию, был Жан-Батист Ламарк. Теория эволюции Ламарка опиралась на факты. Своими трудами Ламарк внес большой вклад в биологию. Сам термин *«биология»* принадлежит ему. Занимаясь систематикой животных, Ламарк обратил внимание на сходство существенных черт строения у животных, не относящихся к одному виду. На основе сходства Ламарк выделил 10 классов беспозвоночных вместо двух классов у Линнея (Насекомые и Черви). Среди них такие группы, как «Ракообразные», «Паукообразные», «Насекомые», сохранились до наших дней, другие группы — «Моллюски», «Кольчатые черви» — возведены в ранг типа. Ламарк заложил основы естественной системы классификации. Ламарк приходит к эволюционной идее. Величайшая его заслуга заключается в том, что эволюционная идея у него тщательно разработана, подкреплена многочисленными фактами и поэтому превращается в *теорию*. В основу ее положено представление о развитии, постепенном и медленном, от простого к сложному, и о роли внешней среды в преобразовании организмов. В своем основном труде «Философия зоологии», опубликованном в 1809 г., Ламарк приводит многочисленные доказательства изменчивости видов. К числу таких доказательств Ламарк относит изменения под влиянием одомашнивания животных и окультуривания растений при переселении организмов в другие места обитания с иными условиями существования. Важную роль в возникновении новых видов Ламарк отводит постепенным переменам гидрогеологического режима на поверхности Земли и климатических условий. Таким образом,

в анализ биологических явлений Ламарк включает два новых фактора — **фактор времени** и **условия внешней среды**.

Ламарк считал, что существует два механизма образования новых видов: во-первых, стремление организмов к совершенствованию, и, во-вторых, прямое влияние внешней среды и наследование признаков, приобретенных в течение жизни организма.

Оценка теории Ламарка. Взгляды Ламарка на механизм эволюции оказались ошибочными.

Огромная заслуга Ламарка заключается в том, что он создал первую теорию эволюции органического мира, ввел принцип историзма как условие понимания биологических явлений и выдвинул в качестве главной причины изменчивости видов условия внешней среды.

Теория Ламарка не получила признания современников. В его время наука не была готова к принятию идеи эволюционных преобразований; сроки, о которых говорил Ламарк, — миллионы лет, — казались невообразимыми. Доказательства причин изменчивости видов не были достаточно убедительными. Отводя решающую роль в эволюции прямому влиянию внешней среды, упражнению и неупражнению органов и наследованию приобретенных признаков, Ламарк не мог объяснить возникновения ряда приспособлений. Например, окраска скорлупы птичьих яиц носит явно приспособительный характер, но объяснить этот факт с позиций теории Ламарка невозможно. Теория Ламарка исходила из представлений о слитной наследственности, свойственной целому организму и каждой из его частей.

Предпосылки возникновения теории Ч. Дарвина

Естественнонаучные предпосылки теории Ч. Дарвина

XIX век был периодом открытия фундаментальных законов мироздания. Французский ученый П. Лаплас математически обосновал теорию И. Канта о развитии Солнечной системы. Идею развития вносит в философию Г. Гегель. Были открыты законы сохранения энергии, утвердился принцип атомного строения химических элементов. В 1861 г. А. М. Бутлеров создает теорию строения органических соединений.

Геологические предпосылки. Геолог Ч. Лайель доказал, что поверхность планеты изменяется непрерывно под действием обычных факторов — колебаний температуры, ветра, дождя, прилива и жизнедеятельности растительных и животных организмов.

Достижения в области цитологии и эмбриологии. Клеточная теория Т. Шванна показала, что в основе строения всех живых организмов лежит единообразный структурный элемент — клетка. Исследования развития зародышей позвоночных позволили обнаружить у эмбрионов птиц и млекопитающих жаберные дуги и жаберное кровообращение, что наталкивало на мысль о родстве рыб, птиц, млекопитающих и происхождении наземных позвоночных от предков, ведущих водный образ жизни. Русский акад. К. Бэр показал, что развитие всех организмов начинается с яйцеклетки и что на ранних стадиях развития обнаруживается сходство в строении зародышей животных, относящихся к разным классам.

В развитии биологии большую роль сыграла разработанная Ж. Кювье **теория типов**.

Экспедиционный материал Ч. Дарвина

Наблюдения Дарвина позволили задуматься над причинами сходства и различий между видами. Главная его находка, обнаруженная в геологических отложениях Южной Америки, — это скелеты вымерших гигантских неполнозубых, очень сходных с современными броненосцами и ленивцами. Еще большее впечатление произвело на Дарвина изучение видового состава животных на Галапагосских островах.

На этих вулканических островах недавнего происхождения Дарвин обнаружил близкие виды вьюрков, сходные с материковым видом, но приспособившиеся к разным источникам питания — твердым семенам, насекомым, нектару цветков растений. Дарвин сделал вывод: птицы попали на остров с материка и изменились вследствие приспособления к новым условиям обитания. Таким образом, Дарвин ставит вопрос о роли условий среды в видообразовании. Аналогичную картину Дарвин наблюдал и у берегов Африки. Животные, обитающие на островах Зеленого мыса, несмотря на некоторое сходство с материковыми видами, все же отличаются от них существенными чертами. С позиции сотворения видов Дарвин не мог объяснить и особенности развития и описанного им грызуна туко-туко, живущего в норах под землей и рождающего зрячих детенышей, которые затем слепнут. Перечисленные и многие другие факты поколебали веру у Дарвина в сотворение видов. Вернувшись в Англию, он поставил перед собой задачу: разрешить вопрос о происхождении видов.

Теория Ч. Дарвина

Учение Ч. Дарвина об искусственном отборе

Под **искусственным отбором** понимается процесс создания новых пород животных и сортов культурных растений путем систематического сохранения и размножения особей с определенными, ценными для человека признаками и свойствами в ряду поколений. В основе всей работы по выведению нового сорта растений (или породы животных) лежит и изменчивость признаков у организмов и отбор человеком таких изменений, которые наиболее уклоняются в желательную для него сторону.

Поскольку мутации — явление достаточно редкое, искусственный отбор может быть успешным только в том случае, если он проводится среди большого числа особей.

Дарвин выделил две формы искусственного отбора — сознательный, или **методический**, и бессознательный.

Методический отбор заключается в том, что селекционер ставит перед собой определенную задачу и ведет отбор по одному-двум признакам. Такой прием позволяет достигнуть больших успехов.

Однако домашние животные, так значительно отличающиеся от диких предков, появились еще у доисторического человека, задолго до сознательного применения методов селекции. Как это произошло? По Дарвину, в процессе приручения диких животных человек осуществлял примитивную форму искусственного отбора, которую он назвал бессознательным.

Бессознательный отбор. Бессознательным такой отбор называется в том смысле, что человеком не ставилось цели вывести какую-то определенную породу или сорт.

Учение Ч. Дарвина о естественном отборе

Всеобщая индивидуальная изменчивость и избыточная численность потомства

Дарвин показал, что у представителей диких видов животных и растений индивидуальная изменчивость представлена очень широко. Все организмы оставляют значительное, иногда очень многочисленное потомство. Одна особь сельди выметывает в среднем около 40 тыс. икринок, осетр — 2 млн. и т. д. Таким образом, Дарвин приходит к выводу о том, что в природе любой вид животных и растений стремится к размножению в геометрической прогрессии. В то же время число взрослых особей каждого вида остается относительно постоянным в ряду поколений.

Большая часть появившихся на свет организмов, следовательно, гибнет, не достигнув половой зрелости. Причины гибели разнообразны — второй вывод, сделанный Дарвином: в природе происходит непрерывная **борьба за существование**.

Формы борьбы за существование и естественный отбор

Дарвин выделил три основные формы борьбы за существование: а) *межвидовую*, б) *внутривидовую*, в) *борьбу с неблагоприятными условиями среды*.

Межвидовая борьба. Борьба между особями разных видов; взаимоотношения типа хищник — жертва, взаимодействиям с паразитами и болезнетворными микроорганизмами и конкурентным взаимоотношениям между близкородственными видами за среду обитания и источники питания.

Внутривидовая борьба. У особей же одного вида потребности в пище, территории и других условиях существования одинаковы. Поэтому конкуренция между ними наиболее острая.

Борьба с неблагоприятными условиями внешней среды. Факторы неживой природы оказывают огромное влияние на выживаемость организмов.

Все формы борьбы за существование сопровождаются истреблением огромного количества организмов или приводят к тому, что часть их не оставляет потомства.

Таким образом, в природе происходят процессы избирательного уничтожения одних особей и преимущественного размножения других — явление, названное Дарвином **естественным отбором**, или **выживанием наиболее приспособленных**. При изменении условий внешней среды полезными для выживания могут оказаться какие-то иные, чем прежде, признаки. В результате меняется направление давления отбора, перестраивается генетическая структура вида, благодаря размножению широко распространяются новые признаки — появляется новый вид.

Движущей силой изменения видов, т. е. **эволюции**, является **естественный отбор**.

Материалом для отбора служит **наследственная** (неопределенная, индивидуальная, мутационная) **изменчивость**.

Модификационная изменчивость не имеет значения для эволюции, поскольку по наследству не передается.

Мутации и половой процесс создают генетическую неоднородность внутри вида; их действие ненаправлено. Эволюция же — процесс направленный, связанный с выработкой приспособлений по мере прогрессивного усложнения строения и функций животных и растений. **Существует лишь один направленный эволюционный фактор — естественный отбор.**

Вид. Критерии и структура

Видом называется совокупность особей, сходных по строению, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Все особи одного вида имеют одинаковый кариотип, сходное поведение и занимают определенный ареал (распространение).

Одна из важных характеристик вида — его **репродуктивная изоляция**, т. е. существование механизмов, препятствующих притоку генов извне. Защищенность генофонда данного вида от притока генов других, в том числе близкородственных, видов достигается разными путями: 1) Сроки размножения у близких видов могут не совпадать. 2) Если сроки одни и те же, то не совпадают места размножения. 3) У многих видов животных наблюдается строгий ритуал поведения при спаривании. Если у одного из потенциальных партнеров для скрещивания ритуал поведения отклоняется от видового, спаривания не происходит. 4) Если все же спаривание произойдет, сперматозоиды самца другого вида не смогут проникнуть в яйцеклетку, и яйца не оплодотворятся. 5) Фактором изоляции также служат предпочитаемые источники пищи: особи кормятся в разных биотопах и вероятность скрещивания между ними уменьшается. 6) Но иногда (при межвидовом скрещивании) оплодотворение все же происходит. В этом случае образовавшиеся гибриды либо отличаются пониженной жизнеспособностью, либо оказываются бесплодными и не дают потомства.

Перечисленные механизмы, предотвращающие обмен генами между видами, имеют неодинаковую эффективность, но в комплексе в природных условиях они создают непроницаемую генетическую изоляцию между видами. Следовательно, вид — реально существующая, генетически неделимая единица органического мира.

Структура вида. Каждый вид занимает более или менее обширный ареал (от лат. *area* — область, пространство). Существование определенных границ распространения вида не означает, что все особи свободно перемещаются внутри ареала. Степень подвижности особей выражается расстоянием, на которое может перемещаться животное, т. е. **радиусом индивидуальной активности**. У растений этот радиус определяется расстоянием, на которое распространяется пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению.

Вследствие *ограниченности радиусов активности и наличия различного рода географических и экологических препятствий* особи любого вида распределены внутри видового ареала неравномерно. Участки территории с относительно высокой плотностью населения чередуются с участками, где численность вида низкая или особи данного вида совсем отсутствуют. Поэтому вид рассматривается как совокупность отдельных групп организмов — **популяций**.

Популяция — это совокупность особей данного вида, занимающих определенный участок территории внутри ареала вида, свободно скрещивающихся между собой и частично или полностью изолированных от других популяций. Размножение особей в пределах популяции приводит к накоплению признаков полезных в данных конкретных условиях обитания. Реально вид существует в виде популяций. Генофонд вида представлен генофондами популяций. **Популяция — это элементарная единица эволюции.**

Эволюционная роль мутаций.

Благодаря изучению генетических процессов в популяции живых организмов эволюционная теория получила дальнейшее развитие. Большой вклад в популяционную генетику внес русский ученый С. С. Четвериков. Он обратил внимание на насыщенность природных популяций рецессивными мутациями, а также на колебания частоты генов в популяциях в зависимости от действия факторов внешней среды и обосновал положение о том, что эти два явления — ключ к пониманию процессов эволюции.

Мутационный процесс — постоянно действующий источник наследственной изменчивости. Гены мутируют с определенной частотой. Подсчитано, что в среднем одна гамета из 100 тыс. — 1 млн. гамет несет вновь возникшую мутацию в определенном локусе. Поскольку одновременно мутируют многие гены, то 10–15% гамет каждого организма несут те или иные мутантные аллели. Поэтому *природные популяции насыщены самыми разнообразными мутациями*. Благодаря **комбинативной** изменчивости мутации могут широко распространяться в популяциях. Большинство организмов гетерозиготно по многим генам. Рецессивные мутации накапливаются в генофондах популяций и составляют **резерв наследственной изменчивости**.

Таким образом, мутационный процесс — источник резерва наследственной изменчивости популяций. Поддерживая высокую степень генетического разнообразия особей в пределах каждой из популяций любого вида, он создает основу для действия естественного отбора.

Генетические процессы в популяциях

В разных популяциях одного вида частота мутантных генов неодинакова. Эти различия могут быть обусловлены тем, что популяции обитают в неодинаковых условиях внешней среды. Направленное изменение частоты генов в популяциях обусловлено действием естественного отбора. Но и близко расположенные, соседние популяции могут отличаться друг от друга столь же значительно, как и далеко расположенные. Это объясняется тем, что в популяциях ряд процессов приводит к ненаправленному случайному изменению частоты генов, или, другими словами, их генетической структуры.

1) При миграции животных или растений на новом месте обитания поселяется незначительная часть исходной популяции. Генофонд вновь образованной популяции неизбежно меньше генофонда родительской популяции, и частота генов в ней будет значительно отличаться от частоты генов исходной популяции.

2) Природные катастрофы — лесные или степные пожары, наводнения и т. п. — вызывают массовую неизбирательную гибель живых организмов, особенно малоподвижных форм (растения, моллюски, рептилии, земноводные и др.). Особи, избежавшие гибели, остаются в живых благодаря чистой случайности. В популяции, пережившей катастрофическое понижение численности, частоты аллелей будут иными, чем в исходной популяции. Вслед за спадом численности начинается массовое размножение, начало которому дает оставшаяся немногочисленная группа. Генетический состав этой группы определит генетическую структуру всей популяции в период ее расцвета. При этом некоторые мутации могут совсем исчезнуть, а концентрация других может случайно резко повыситься.

3) В биоценозах часто наблюдаются периодические колебания численности популяций, связанные со взаимоотношениями типа «хищник—жертва». Эти колебания численности («волны численности») изменяют частоту генов в популяциях, в чем и состоит их эволюционное значение.

Изоляция. К изменениям частоты генов в популяциях приводит также ограничение обмена генами между ними вследствие пространственной (географической) изоляции. Реки служат преградой для сухопутных видов, горы и возвышенности изолируют равнинные популяции. Каждая из изолированных популяций обладает специфическими особенностями, связанными с условиями жизни. Важное следствие изоляции — близкородственное скрещивание (*инбридинг*). Благодаря инбридингу рецессивные аллели, распространяясь в популяции, проявляются в гомозиготном состоянии, что снижает жизнеспособность организмов.

Эволюционное значение различных форм изоляции состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями, а также в том, что разделенные части популяции или вида подвергаются неодинаковому давлению отбора.

Таким образом, *изменения частоты генов, вызванные теми или иными факторами внешней среды, служат основой возникновения различий между генофондами популяций и в дальнейшем обуславливают преобразование их в новые виды вследствие действия естественного отбора.*

Формы естественного отбора

Под действие отбора могут попасть как отдельные особи, так и целые популяции. В любом случае отбор сохраняет наиболее приспособленные к данным условиям существования организмы. Факторами естественного отбора служат условия внешней среды; в зависимости от этих условий отбор действует в разных направлениях и приводит к неодинаковым эволюционным результатам. Различают несколько форм естественного отбора.

Движущий отбор. Движущая форма естественного отбора действует в изменяющихся условиях существования. Давление отбора направлено против особей, имеющих отклонения от средней нормы либо в сторону усиления, либо в сторону ослабления выраженности признака, в пользу организмов, обладающих отклонениями в противоположную сторону. В результате происходит сдвиг средней нормы. — возникает новая средняя норма, вместо старой, переставшей отвечать условиям существования. Происходит дивергенция между старой и новой средними нормами, которая в дальнейшем может привести к возникновению новых видов. Например, среди серых крыс очень быстро распространилась устойчивость к яду, вызывающему кровотечение. Сейчас крысы без вреда для себя поедают приманки, отравленные таким ядом. К аналогичному результату привело использование ядохимикатов в сельском хозяйстве при борьбе с «вредными» насекомыми. После воздействия ядов выживают особи, случайно оказавшиеся устойчивыми к яду. Эти особи имеют преимущество в размножении, благодаря которому признак устойчивости распространяется и становится преобладающим среди особей данного вида.

Стабилизирующий отбор. Другая форма естественного отбора — *стабилизирующий отбор* — действует в постоянных условиях среды. На значение этой формы отбора указал выдающийся российский ученый И. И. Шмальгаузен. Давление отбора направлено против особей, обладающих отклонениями как в сторону усиления, так и в сторону ослабления выраженности признака, в пользу организмов, обладающих средней выраженностью признака. В результате происходит укрепление средней выраженности признака, предохранение ее от разрушающего действия мутационного процесса.

Стабилизирующий отбор сохраняет приспособленность вида к данным конкретным условиям существования, устраняя резкие отклонения выраженности признака от средней нормы. Так, у насекомоопыляемых растений размеры и форма цветков очень устойчивы. Объясняется это тем, что цветки должны соответствовать строению и размерам тела насекомых—опылителей. Благодаря стабилизирующему отбору до наших дней сохранились «живые ископаемые»: кистеперая рыба *латимерия*, предки которой были широко распространены в палеозойскую эру; представитель древних рептилий *гаттерия*, внешне похожая на крупную ящерицу, но не утратившая черты строения пресмыкающихся мезозойской эры; реликтовый *таракан* и некоторые другие растения и животные.

Разрывающий, или дизруптивный, отбор

Разрывающий отбор действует при изменении условий существования. Давление отбора направлено против особей, обладающих средней выраженностью признака, в пользу организмов, имеющих отклонения от средней нормы как в сторону усиления, так и в сторону ослабления признака.

В результате действия разрывающего отбора происходит разрыв нормы реакции и формирование двух новых средних норм, вместо старой, переставшей отвечать новым условиям существования. Проявляется дивергенция, выражающаяся в возникновении двух новых норм реакции. В дальнейшем это может привести к образованию новых видов.

Например, на океанических островах, где дуют сильные ветры, мухи с нормальными крыльями сдуваются в океан и погибают. Преимущество получают особи с длинными крыльями, которые позволяют оказывать сопротивление ветру, и организмы с рудиментарными (недоразвитыми) крыльями, переходящие к ползающему существованию.

Творческая роль естественного отбора. Отбор определяет направление эволюции, последовательно собирая, интегрируя многочисленные случайные уклонения. Следует помнить, что реально в природе отбор сохраняет не отдельные признаки, а целые фенотипы, т. е. весь комплекс признаков, а значит, *определенные комбинации генов, присущие данному организму*. Отбор нередко сравнивают с деятельностью скульптора. Как скульптор из бесформенной глыбы мрамора создает произведение, поражающее гармоничностью всех его частей, так и отбор создает приспособления и виды, *устраняя от размножения (половой отбор)* менее удачные особи или, другими словами, менее удачные комбинации генов. Поэтому говорят о *творческой роли естественного отбора*, поскольку результатом его действия являются новые виды организмов, новые формы жизни.

Приспособленность организмов к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора

Виды растений и животных удивительно приспособлены к условиям среды, в которых они обитают. Известно огромное количество самых разнообразных особенностей строения, обеспечивающих высокий уровень приспособленности вида к среде. В понятие «*приспособленность вида*» входят не только внешние признаки, но и *соответствие* строения внутренних органов выполняемым ими функциям. Иными словами, *вся организация любого вида живых организмов является приспособительной к тем условиям, в которых они обитают*.

Приспособительные особенности строения

У животных приспособительной является форма тела. Хорошо известен облик водного млекопитающего дельфина. Самостоятельная скорость движения в воде достигает 40 км/ч. Обтекаемая форма тела способствует быстрому передвижению животных и в воздушной среде. Маховые и контурные перья, покрывающие тело птицы, полностью сглаживают его форму. У животных, ведущих скрытный, затаивающийся образ жизни, полезными оказываются приспособления, придающие им сходство с предметами окружающей среды. Сходство с предметами среды обитания широко распространено у насекомых. Известны жуки, своим внешним видом напоминающие лишайники; цикады, сходные с шипами тех кустарников, среди которых они живут. Насекомые-палочники похожи на небольшую бурую или зеленую веточку, а прямокрылые насекомые имитируют лист.

Покровительственная окраска

Покровительственной называется любая окраска покровов тела, которая обеспечивает обладателям успех в борьбе за существование и выживание в процессе естественного отбора. Чем более совершенна покровительственная окраска, тем больше шансов у животного сохранить свою жизнь (жертвы) или обеспечить себя и свое потомство пищей (хищники). Различают два вида покровительственной окраски: *скрывающую* и *предостерегающую*, каждая из них имеет ряд разновидностей.

Скрывающая окраска делает обладателя незаметным на естественном фоне среды обитания.

Однотонная скрывающая окраска характерна для обитателей открытых пространств. Например, среди хищников: белые медведи, львы; у жертв такая окраска свойственна крупным копытным.

Двухтоновая скрывающая окраска наблюдается часто у водных животных. Темно-окрашенная спинная часть тела делает их незаметными на фоне снижающейся освещенности в глубине воды. Напротив, светлоокрашенное брюшко незаметно при взгляде из глубины.

Расчленяющая окраска — чередование на теле темных и светлых полос или пятен, соответствующее чередованию света и тени в окружающей природе. Расчленяющая окраска нарушает представления о контурах тела. Например, тигр или зебра, леопард или пятнистый олень, плохо различимы на фоне мест, где они добывают пищу.

Сезонные изменения окраски. Если фон среды не остается постоянным в зависимости от сезона года, многие животные меняют окраску. Например, обитатели средних и высоких широт (песец, заяц и др.) зимой имеют белую окраску.

Подстраивание окраски покровов под цвет фона. Донные рыбы обычно окрашены под цвет песчаного дна (скаты и камбалы). При этом камбалы способны еще менять окраску в зависимости от цвета окружающего фона. Способность менять окраску путем перераспределения пигмента в покровах тела известна и у наземных животных (хамелеон).

Скрывающая окраска скорлупы. Птицы, насиживающие яйца на земле, сливаются с окружающим фоном, малозаметны и их яйца. Защитный характер пигментации яиц подтверждается тем, что у видов, чьи яйца недоступны для врагов — крупных хищников, или у птиц, откладывающих яйца на скалах, покровительственная окраска скорлупы не развивается.

Предостерегающая окраска — привлекающая внимание, демаскирующая. Такая окраска свойственна ядовитым, обжигающим или жалящим насекомым: пчелам, осам. Яркую предупреждающую окраску имеют несъедобные гусеницы, многие ядовитые змеи. Яркая окраска заранее предупреждает хищника об опасности нападения. Путем «проб и ошибок» хищники быстро приучаются избегать нападения на жертву с *предупреждающей окраской*.

Эффективность предостерегающей окраски явилась причиной явления — подражания, или **мимикрии**. Мимикрией называется сходство беззащитного или съедобного вида с одним или несколькими неродственными видами, хорошо защищенными и обладающими предостерегающей окраской. С божьей коровкой очень сходен один из видов тараканов. Некоторые бабочки подражают формой тела и окраской ядовитым бабочкам, мухи — осам.

Покровительственное (приспособительное) поведение

Защитное действие скрывающей или предупреждающей окраски повышается при сочетании ее с соответствующим поведением. Многие животные, не обладающие средствами активной защиты, в случае опасности принимают позу покоя и замирают (насекомые, рыбы, амфибии, птицы).

Забота о потомстве

Особенно большое значение имеют приспособления, обеспечивающие защиту потомства от врагов. Забота о потомстве может проявляться в разной форме. Многие рыбы охраняют икру, откладываемую между камнями, активно отгоняя и кусая приближающихся возможных врагов. Некоторые рыбы вынашивают икру во рту или даже в желудке. В это время родитель ничего не ест. Вылупившиеся мальки некоторое время держатся вблизи самки (или самца, в зависимости от вида) и при опасности прячутся в рот матери.

Наибольшая безопасность потомства достигается, очевидно, тогда, когда зародыши развиваются в теле матери. Плодовитость в этих случаях (как и при других формах заботы о потомстве) снижается, однако это компенсируется возрастанием выживаемости молоди.

У членистоногих и низших позвоночных образующиеся личинки ведут самостоятельный образ жизни и не зависят от родителей. Но в некоторых случаях забота родителей о потомках проявляется в форме обеспечения их пищей. Осы нападают на жуков, пауков, сверчков, богомолов, гусениц различных бабочек, обездвиживают их, погружая жало точно в нервные узлы, и откладывают на них яйца. Вылупляющиеся

личинки ос обеспечены пищей: они питаются тканями живой жертвы, растут и затем окукливаются. Однако, в большинстве случаев оплодотворенные яйца беспозвоночных и низших позвоночных оставляются на произвол судьбы. Именно этим объясняется очень высокая плодовитость этих животных. *Большое число потомков в условиях высокой истребляемости молоди служит средством борьбы за существование вида.*

Значительно более сложные и многообразные формы заботы о потомстве наблюдаются у высших позвоночных. Сложные *инстинкты* и способность к индивидуальному обучению позволяют им со значительно большим успехом выращивать потомство.

Птицы откладывают оплодотворенные яйца в специальные сооружения — *гнезда*, а не просто в наружную среду, как поступают все виды нижестоящих классов. Яйца развиваются под влиянием тепла, сообщаемого им телом родителей, и не зависят от случайностей погоды. Гнездо родители защищают от врагов теми или иными способами. Выведшихся птенцов не оставляют на произвол судьбы, а длительное время выкармливают и охраняют их. Все это резко повышает эффективность размножения у птиц.

Млекопитающие. Наивысшей степени развития достигают формы поведения у млекопитающих животных. Это проявляется и в отношении к детенышам. Звери не только кормят свое потомство, но и обучают ловить добычу.

Таким образом, *особи с более совершенными формами заботы о потомстве выживают в большем числе и передают эти черты далее по наследству.*

Относительный характер приспособленности организмов

Любой видовой признак или свойство носят приспособительный характер, целесообразны только в данной среде, в данных жизненных условиях. Так, все особенности строения и поведения кошки целесообразны для хищника, подстерегающего добычу в засаде: мягкие подушечки на пальцах и вытягивающиеся когти, делающие походку бесшумной, огромный зрачок и высокая чувствительность сетчатки, позволяющие видеть в темноте, тонкий слух и подвижные ушные раковины, дающие возможность точно определять местонахождение жертвы, способность длительное время выждать появление добычи и совершать молниеносный прыжок, острые зубы, удерживающие и разрывающие жертву.

Приспособления не появляются в готовом виде, а представляют результат отбора случайных наследственных изменений, повышающих жизнеспособность организмов в конкретных условиях.

Ни один из приспособительных признаков не обеспечивает абсолютной безопасности для их обладателей. Благодаря мимикрии большинство птиц не трогает ос и пчел, однако есть среди них виды, которые едят и ос, и пчел, и их подражателей.

Любые приспособления целесообразны только в обычной для вида обстановке. При изменении условий среды они оказываются бесполезными или вредными.

Таким образом, любая структура и любая функция являются приспособлением к внешней среде. Целесообразность живой природы — результат исторического развития видов в определенных условиях, поэтому она всегда относительна и имеет временный характер.

Видообразование как результат микроэволюции

Приобретение приспособлений отдельными группами организмов может при определенных условиях привести к образованию новых видов. Новый вид может возникнуть из одной популяции или группы смежных популяций, расположенных на периферии ареала вида. Такое видообразование, связанное с пространственной изоляцией, называется *географическим*, или *аллопатрическим*. В других случаях новый вид может возникнуть внутри ареала исходного вида, как бы внутри вида — *симпатрическое* видообразование.

Аллопатрическое видообразование

При *географическом* видообразовании новые виды могут возникать вследствие распада ареала широко распространенного родительского вида. Примером такого процесса служит возникновение родственных видов ландыша. Исходный вид несколько миллионов лет назад был широко распространен в широколиственных лесах Евразии. В четвертичный период в связи с сокращением их площади единый ареал вида был разорван на несколько самостоятельных частей: ландыш сохранился лишь на территориях, избежавших оледенения (на Дальнем Востоке, в Закавказье, Южной Европе). К настоящему времени ландыш, переживший оледенение на юге Европы, вторично широко распространился по всей лесной зоне, образовав новый вид, более крупный, с широким венчиком, а на Дальнем Востоке — вид с красными черешками и восковым налетом на листьях. Аллопатрическое видообразование всегда протекает сравнительно медленно, на протяжении сотен тысяч поколений.

Симпатрическое видообразование

Симпатрическое видообразование может протекать несколькими способами.

1) Возникновение новых видов при быстром изменении кариотипа путем полиплоидизации. Известны группы близких видов, обычно растений, с кратным числом хромосом. Так, в роде хризантем все виды имеют число хромосом, кратное 9: 18, 27, 36, 45, ..., 90. В родах табака и картофеля основное, исходное количество хромосом в кариотипе — 12, но имеются виды с 24, 48, 72 хромосомами. В таких случаях можно предположить, что видообразование шло путем полиплоидизации основного хромосомного набора предковой группы.

2) Гибридизация с последующим удвоением числа хромосом. Сейчас известно немало видов, гибридного происхождения и характер генома которых может считаться экспериментально доказанным. Например, культурная слива с $2n=48$ возникла путем гибридизации терна ($2n=16$) с алычей ($2n=8$) с последующим удвоением числа хромосом.

3) Возникновение репродуктивной изоляции особей внутри первоначально единой популяции в результате фрагментации или слияния хромосом и других хромосомных перестроек. Этот способ распространен как у растений, так и у животных (например, среди плодовых мушек рода Дрозофила). Особенностью симпатрического пути видообразования является то, что он приводит к возникновению новых видов, всегда морфологически близких к исходному виду. Лишь в случае гибридного возникновения видов появляется новая видовая форма, отличная от каждой из родительских.

Биологические последствия приобретения приспособлений. Макроэволюция

Главные направления биологической эволюции

Биологический прогресс, или процветание той или иной систематической группы представляет собой результат успеха в борьбе за существование. Он характеризуется: 1) возрастанием численности особей, 2) расширением ареала обитания и 3) увеличением количества систематических групп более низкого ранга.

Биологический регресс — отсутствие необходимого уровня приспособленности — угнетенное состояние систематической группы; характеризуется: 1) уменьшением численности, 2) сокращением ареала и 3) снижением количества систематических групп более низкого ранга. Биологический регресс чреват опасностью вымирания.

Пути достижения биологического прогресса (главные направления прогрессивной эволюции)

В соответствии с разнообразными преобразованиями строения организмов в процессе эволюции выделяют три главных направления, каждое из которых ведет к биологическому прогрессу: 1) **арогенез (морфофизиологический прогресс)**, 2) **аллогенез**, 3) **катагенез**, или **общую дегенерацию**.

Арогенез. Арогенез, или морфофизиологический прогресс, — эволюционное направление, сопровождающееся приобретением крупных изменений строения — ароморфозов. **Ароморфоз** означает усложнение организации, поднятие ее на более высокий уровень. Изменения в строении животных в результате возникновения ароморфозов не являются приспособлениями к каким-либо специальным условиям среды, они носят

общий характер и дают возможность расширить использование условий внешней среды (новые источники пищи, места обитания).

Общая черта ароморфозов заключается в том, что они сохраняются при дальнейшей эволюции и приводят к возникновению новых крупных систематических групп — классов, типов, некоторых.

Аллогенез. Аллогенез — эволюционное направление, сопровождающееся приобретением **идиоадаптаций**. **Идиоадаптация** — приспособление к специальным условиям среды, полезное в борьбе за существование, но не изменяющее уровня организации. К идиоадаптациям относятся покровительственная окраска животных, колючки растений, плоская форма тела скатов и камбалы и другие частные приспособления.

Катагенез. Биологическое процветание достигается и упрощением организации. **Катагенез** — эволюционное направление, сопровождающееся упрощением организации. **Упрощение организации — морфофизиологический регресс** — ведет к исчезновению органов активной жизни и носит название **дегенерации**. **Общая дегенерация** как путь биологического прогресса наблюдается у многих форм и связана главным образом с переходом к паразитическому или сидячему образу жизни.

Переход к сидячему образу жизни сопровождается упрощением организации и устранением конкуренции с другими видами.

Закономерности эволюционного процесса

Среди форм эволюции групп живых организмов можно выделить: *дивергенцию*, *конвергенцию* и *параллелизм*.

Дивергенция

Дивергенцией называют процесс расхождения признаков у близкородственных групп живых организмов в процессе приспособления к различным условиям существования. В процессе дивергенции возникают **гомологичные органы** — органы, соответствующие друг другу по строению и имеющие общее происхождение независимо от выполняемой ими функции. Примерами гомологичных органов являются все модификации пятипалой конечности у млекопитающих; у растений — усики гороха, иглы барбариса, колючки кактуса — все это видоизмененные листья. Дивергенция может привести к появлению новых видов.

Конвергенция

В одинаковых условиях существования животные, относящиеся к разным систематическим группам, могут приобретать сходное строение.

Органы, выполняющие сходные функции, но имеющие принципиально различное строение и происхождение, называются **аналогичными**. Аналогичны жабры рака и рыбы, роющие конечности крота и медведки.

Параллелизм

Параллелизм представляет собой форму конвергентного развития, свойственного для генетически близких групп организмов. Среди млекопитающих китообразные и ластоногие независимо друг от друга перешли к обитанию в водной среде и приобрели сходные приспособления для передвижения в этой среде — ласты.

Правило чередования главных направлений эволюции

После возникновения ароморфозов и особенно при выходе группы животных в новую среду обитания начинается приспособление отдельных популяций к условиям существования путем приобретения идиоадаптаций (рис. 28).

Так, класс птиц в процессе расселения по суше дал громадное разнообразие форм. Рассматривая строение колибри, воробьев, канареек, орлов, чаек, попугаев, пеликанов, пингвинов и т. д., можно прийти к выводу, что все различия между ними сводятся к частным приспособлениям, хотя основные черты строения у всех птиц одинаковы.

В других случаях, в пределах новой крупной систематической группы некоторые популяции вступают на путь катагенеза в процессе перехода к паразитическому или прикрепленному образу жизни.

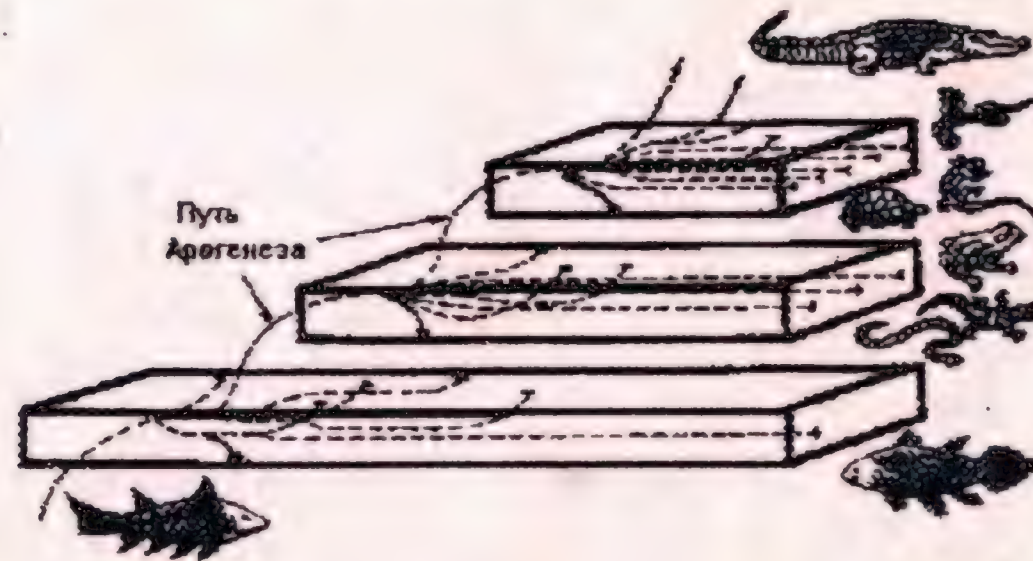


Рис. 28

Такое чередование главных направлений отражает эволюционную тенденцию в филогенезе практически всех групп.

Происхождение и развитие жизни на Земле

Возникновение жизни на Земле

В этом вопросе с древности существуют две противоположные точки зрения, одна из которых утверждает возможность происхождения живого из неживого — **теория абиогенеза**; другая — **теория биогенеза** — отрицает самопроизвольное зарождение жизни.

Работы Л. Пастера

Окончательное поражение воззрениям о самозарождении нанесли блестящие исследования Пастера, проведенные в семидесятых годах прошлого столетия. Пастер придал своим заключениям исключительную убедительность, благодаря прекрасно задуманным и осуществленным экспериментам.

Пастер заполнял баллон питательной средой, а шейке колбы придавал S-образную форму. Кипячением из баллона выгонялся воздух, который при остывании жидкости возвращался обратно. Микроорганизмы из воздуха при этом оседали на изгибе шейки, и жидкость в баллоне оставалась стерильной неопределенно долго. Стоило только отрезать шейку колбы, как через несколько дней в жидкости появлялись бактерии. Появления их можно было также добиться, наклоняя баллон и смывая микроорганизмы, осевшие в изгибе трубки.

Работы Пастера явились переломным моментом в истории учения о происхождении жизни. Вопрос о самозарождении в том виде, в каком он был поставлен, разрешился в отрицательном смысле, и принцип «все живое из живого» для всех известных существ мог по праву считаться справедливым и не знающим ни одного исключения.

Современные представления о возникновении жизни на Земле

Современные представления базируются на гипотезе абиогенного возникновения жизни на Земле, предложенной акад. А. И. Опариным.

А. И. Опарин в 1924 г. предложил первую концепцию химической эволюции, согласно которой в качестве отправной точки в лабораторных экспериментах по воспроизведению условий первичной Земли предлагалась бескислородная атмосфера.

В 1953 г. Г. К. Юри и С. Миллер подвергли смесь метана, аммиака и воды действию электрических разрядов. Впервые с помощью такого эксперимента среди полученных продуктов были идентифицированы аминокислоты (глицин, аланин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты).

Возникновение протобиополимеров представляет собой более сложную проблему. Они ответственны за протоферментативные процессы (например, гидролиз, декарбоксилирование, аминирование, дезаминирование, перикисное окисление и т. д.), за некоторые весьма простые процессы, как, например, брожение, и за другие, более сложные, например, фотохимические реакции, фотофосфорилирование, фотосинтез и т. д. По-видимому, они возникли в результате конденсации мономеров в более мягких условиях «первичного бульона».

Теория происхождения протобионтов

Коацерватная теория. Автором коацерватной теории является известный отечественный биохимик акад. А. И. Опарин (1924). Опарин считал, что переход от химической эволюции к биологической требовал обязательного возникновения индивидуальных фазовообособленных систем, способных взаимодействовать с окружающей внешней средой, используя ее вещества и энергию, и на этой основе способных расти, множиться и подвергаться естественному отбору.

Многие молекулы в водной среде диссоциируют на ионы и окружаются водной оболочкой. Отдельные молекулы, окруженные водной оболочкой, могут сливаться, образуя многомолекулярные комплексы — **коацерваты**, или **коацерватные капли**. Абиотическое выделение многомолекулярных систем из однородного раствора органических веществ, по-видимому, должно было осуществляться многократно. При определенных условиях водная оболочка приобретает четкие границы и отделяет молекулу от окружающего раствора. Капли отделены от окружающей среды резкой границей раздела, но они способны поглощать извне вещества по типу открытых систем. На модели коацерватных капель А. И. Опарину и его сотрудникам удалось экспериментально продемонстрировать зачатки естественного отбора.

Эволюция протобионтов. Главными направлениями эволюции, приведшей к возникновению биологических систем, следует считать ряд событий, среди которых: эволюция протобиополимеров, возникновение каталитической активности белков, появление генетического кода и способов преобразования энергии.

Начальные этапы биологической эволюции

Возникновение эукариот. В основе современных представлений о возникновении эукариот лежит гипотеза симбиогенеза. Основной «базой» для симбиоза была, по-видимому, гетеротрофная амебоподобная клетка. Мелкие аэробные прокариотические клетки дали начало митохондриям, а жгутиконосцы специализировались на функции движения и преобразовались в жгутики. В результате подвижность и способность к нахождению пищи такого организма резко возросли. Так возникли примитивные животные клетки. Образовавшиеся подвижные эукариоты путем симбиоза с фотосинтезирующими (возможно, цианобактериями) организмами дали водоросль, или растение.

Возникновение многоклеточных организмов. Основу современных представлений о возникновении многоклеточных организмов составляет гипотеза И. И. Мечникова — **гипотеза фагоцителлы**. Многоклеточные произошли от колониальных простейших жгутиковых.

Среди клеток колонии выделяются движущие, снабженные жгутиками, питающие, фагоцитирующие добычу и уносящие ее внутрь колонии, половые, функцией которых является размножение. Первичным способом питания таких примитивных колоний был фагоцитоз. Клетки, захватившие добычу, перемещались внутрь колонии. Затем из них образовалась ткань — энтодерма, выполняющая пищеварительную функцию. Клетки, оставшиеся снаружи, выполняли функцию восприятия внешних раздражений, защиты и функцию движения. Из подобных клеток развивалась покровная ткань — эктодерма.

Развитие жизни на Земле

Развитие жизни в Архейскую эру

Древность — 3500 млн. лет; продолжительность — 900 млн. лет. Активная вулканическая деятельность. Анаэробные условия жизни в мелководном древнем море. Условия. Активная вулканическая деятельность. Анаэробные условия жизни в мелководном древнем море. Развитие кислородсодержащей атмосферы.

Возникновение жизни на Земле. Появление первых клеток — начало биологической эволюции. Следы жизни незначительны. Обнаружены остатки анаэробных автотрофных предшественников синезеленых водорослей. Первые строматолиты.

Развитие жизни в Протерозойскую эру (ранней жизни)

Древность — 2600 ± 100 млн. лет; продолжительность — 2000 млн. лет.

Флора и фауна. Возникли все типы беспозвоночных животных. Распространены простейшие, кишечнорастворимые, губки, черви; предки трилобитов и иглокожих; преимущественно одноклеточные зеленые водоросли. Предположительно — первые представители хордовых — бесчерепные.

Развитие жизни в Палеозойскую эру (древней жизни)

Древность — 570 ± 20 млн. лет; продолжительность — 340 ± 10 млн. лет.

Кембрийский (Кембрий) период. Продолжительность — 80 ± 20 млн. лет.

Фауна и флора. Расцвет морских беспозвоночных, из которых 60% находок — трилобиты. Дивергентная эволюция водорослей; возникновение многоклеточных форм.

Ордовикский (Ордовик) период. Продолжительность — 55 ± 10 млн. лет.

Фауна и флора. Появление первых позвоночных — бесчелюстных. Остатки первых коралловых полипов. Господство трилобитов, иглокожих; возникновение новых классов и вымирание некоторых групп беспозвоночных. Разнообразие водорослей.

Силурийский (Силур) период. Продолжительность — 35 ± 10 млн. лет.

Фауна и флора. Развитие кораллов и трилобитов. Появляются древнейшие рыбы и первые дышащие атмосферным воздухом наземные животные — скорпионы. В конце периода — выход растений на сушу — появление псилофитов.

Девонский (Девон) период. Продолжительность — 55 ± 10 млн. лет.

Фауна и флора. Появление рыб всех известных крупных систематических групп. Возникновение основных групп споровых растений, первых примитивных голосеменных (семенные папоротники). Возникновение грибов. Освоение животными суши: пауки, клещи и другие членистоногие. В конце периода — первые наземные позвоночные — стегоцефалы.

Каменноугольный (Карбон) период. Продолжительность — 65 ± 10 млн. лет.

Флора и фауна. Широкое распространение фораминифер, кораллов, моллюсков. Расцвет земноводных. Появление первых рептилий — котилозавров, летающих насекомых, легочных моллюсков. На суше леса с преобладанием споровых растений, появление первых хвойных.

Пермский (Пермь) период. Продолжительность — 50 ± 10 млн. лет.

Фауна и флора. Быстрое развитие рептилий, возникновение звероподобных пресмыкающихся. Распространение хвойных в Северном полушарии.

Развитие жизни в Мезозойскую эру (средней жизни)

Древность — 230 ± 10 млн. лет; продолжительность — 165 млн. лет.

Триасовый (Триас) период. Продолжительность — 30—40 млн. лет.

Фауна и флора. Начало расцвета рептилий — начинается «век динозавров»; появляются черепахи, крокодилы и др. Возникновение первых млекопитающих, настоящих костистых рыб. Распространены папоротниковидные, хвощевидные, плауновидные.

Юрский (Юра) период. Продолжительность — 60 млн. лет.

Фауна и флора. В океане появление новых групп моллюсков, в том числе головоногих, а также иглокожих. Господство пресмыкающихся на суше, в океане и воздухе. В конце периода появление первоптиц — археоптерикса. Появляется хорошо выраженная ботанико-географическая зональность.

Меловой (Мел) период. Продолжительность — 70 млн. лет.

Флора и фауна. Появление настоящих птиц, а также сумчатых и плацентарных млекопитающих. Вымирание крупных рептилий и примитивных млекопитающих. Появляются первые покрытосеменные растения.

Развитие жизни в Кайнозойскую эру (новой жизни)

Древность — 60 — 70 млн. лет; продолжительность — 60 — 70 млн. лет.

Палеогеновый (нижнетретичный) период. Продолжительность — 42 ± 2 млн. лет.

Неогеновый (верхнетретичный) период. Продолжительность — 25 ± 2 млн. лет.

Фауна и флора. Появляются многие отряды млекопитающих, в том числе приматы. Господство покрытосеменных растений; сохраняется значительное количество групп, возникших в меловом периоде.

Антропогенный (Антропоген) период.**Продолжительность** — 1,5—2,0 млн. лет.**Фауна и флора.** Появление и развитие человека. Животный и растительный мир приобретает современные черты.**Происхождение человека**

Зачатки эволюционных представлений о происхождении человека имеются уже в трудах античных философов. В XVIII в. К. Линней помещает человека в отряд приматов вместе с лемуром и обезьяной. Ламарк считал, что человек произошел от обезьяноподобных предков, перешедших от лазанья по деревьям к хождению по земле.

Положение человека**в системе животного мира**

В эмбриональном развитии человека есть черты, характерные для всех представителей типа **Хордовых**: это хорда, нервная трубка, жаберные щели в глотке. Развитие позвоночного столба, наличие двух пар конечностей, расположение сердца на брюшной стороне тела определяют принадлежность человека к подтипу **Позвоночных**. Четырехкамерное сердце, сильно развитая кора головного мозга, теплокровность, млечные железы и др. свидетельствуют о принадлежности человека к классу **Млекопитающих**.

Развитие плода в теле матери и питание его через плаценту характерно для подкласса **Плацентарных**. Конечности хватательного типа (первый палец противопоставлен остальным), ногти на пальцах, одна пара сосков млечных желез, хорошо развитые ключицы и т. д. определяют положение человека в отряде **Приматов**.

Эволюция приматов

От примитивных насекомоядных млекопитающих в кайнозойской эре обособился **отряд приматов**. Около 30 млн. лет назад появились небольшие животные, жившие на деревьях и питавшиеся растениями и насекомыми. От них произошли гиббоны, орангутаны и вымершие впоследствии древесные обезьяны — дриопитеки.

Дриопитеки дали три ветви, которые привели к шимпанзе, горилле и человеку.

Происхождение человека от обезьян, ведущих древесный образ жизни, предопределило особенности его строения, которые в свою очередь явились анатомической основой его способности к труду и дальнейшей социальной эволюции.

Передвижение на деревьях в самых разных направлениях с меняющейся скоростью привело к чрезвычайно высокому развитию двигательных отделов мозга. Необходимость точного определения расстояния при прыжках обусловило сближение глазниц в одной плоскости и появление бинокулярного зрения. Жизнь на деревьях способствовала ограничению плодовитости. Уменьшение численности потомства компенсировалось тщательностью ухода за ним, а жизнь в стаде обеспечивала защиту от врагов.

Во второй половине палеогена в связи с начавшимися горообразовательными процессами наступило похолодание. Тропические и субтропические леса отступили на юг, появились обширные открытые пространства. В конце палеогена ледники, сползавшие со Скандинавских гор, проникли далеко на юг. Обезьяны, не отступившие к экватору вместе с тропическими лесами и перешедшие к жизни на земле, должны были приспособляться к новым суровым условиям и вести тяжелую борьбу за существование. Они могли выжить только благодаря стадному

образу жизни и использованию освободившихся от передвижения рук. **Решающим шагом на пути от обезьяны к человеку явилось прямохождение.** Одна из групп обезьян, обитавших 10—12 млн. лет назад, дала начало ветви, ведущей к человеку.

Эти животные, ископаемые остатки которых найдены в Южной Америке и получившие название **австралопитеки**, жили стадами, имели массу 20—50 кг и рост 120—150 см. Они ходили на двух ногах при выпрямленном положении тела. Масса мозга составляла 550 г, а руки были свободны. Для защиты и добывания пищи австралопитеки пользовались камнями, костями животных, т. е. имели хорошую двигательную координацию.

Около 2—3 млн. лет назад жили существа, более близкие к человеку, чем австралопитеки. Они имели массу мозга до 650 г, умели обрабатывать гальку с целью изготовления орудий. Эти человекообразные обезьяны получили название **Человек умелый**. Эволюция австралопитеков шла в направлении прогрессивного развития прямохождения, способности к труду и совершенствованию головного мозга. По-видимому, в это же время началось использование огня. Естественный отбор сохранял признаки, содействовавшие развитию стадности, т. е. усилению общественного характера поисков добычи и защиты от хищных зверей, что в свою очередь влияло на совершенствование руки и на развитие высшей нервной деятельности (способность к обучению). Все эти особенности обеспечили победу обезьянолюдей в борьбе за существование и привели 1,5—2 млн. лет назад к широкому расселению их по Африке, Средиземноморью, Южной, Центральной и юго-восточной Азии. Использование орудий, стадный образ жизни способствовали дальнейшему развитию мозга и возникновению речи.

Стадии эволюции человека

Признаком, отделяющим человекообразных обезьян от людей, считается масса мозга, равная 750 г. Именно при такой массе мозга овладевает речью ребенок.

Речь способствовала более эффективному взаимодействию членов первобытного стада в трудовых процессах, передаче накопленного опыта от поколения к поколению, т. е. обучению.

В процессе становления человека выделяют три стадии: 1) древнейшие люди, 2) древние люди, 3) современные люди.

Древнейшие люди. Древнейшие люди возникли около 1 млн. лет назад. Известно несколько форм древнейших людей: *питекантроп*, *синантроп*, *гейдельбергский человек* и ряд других. Масса мозга достигала 800—1000 г. Мозг имел более примитивное строение, чем у позднейших форм. Древнейшие люди успешно охотились. С помощью отесанных камней они разделяли убитых животных. Жили они в основном в пещерах и умели использовать огонь.

Древние люди (неандертальцы) — группа людей, появившихся около 200 тыс. лет назад. Одна из групп неандертальцев боролась за существование через развитие внутригрупповых связей при охоте, при защите от врагов. Этот эволюционный путь и привел к появлению 40—50 тыс. лет назад вида Человек разумный — *Homo sapiens*.

Первые современные люди. Кроманьонцы были высокого роста — до 180 см, с высоким лбом, объем черепной коробки достигал 1600 см³. Кроманьонцы владели членораздельной речью.

Роль труда в происхождении человека

Такие особенности человека как высокоразвитая центральная нервная система и речь как средство общения людей, разделение функций верхних и нижних конечностей, неспециализированная рука, способная производить сотни разнообразных и тонких движений, создание общества взамен стада, явились результатом трудовой деятельности человека. На это качественное своеобразие эволюции человека указал Ф. Энгельс в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека».

Современный этап эволюции человека

Все современное человечество принадлежит к одному виду. Единство человечества вытекает из общности происхождения, сходства строения и плодovitости потомства, браков между представителями разных рас. Общий уровень физического и умственного развития одинаков у всех людей. Внутри вида *Homo sapiens* выделяют три большие расы: *негроидную*, *европеидную*, *монголоидную*. Каждая из них делится на малые расы. Различия между расами сводятся к особенностям цвета кожи, волос, глаз, формы носа, губ и т. д. Возникли эти различия в процессе приспособления человеческих популяций к местным природным условиям. Для современного этапа эволюции человека (последние 30—40 тыс. лет) характерно резкое снижение роли биологических факторов. Человеческие сообщества сами создают для себя среду обитания, освобождаясь от движущей формы естественного отбора.

Ведущую роль в эволюции человечества стали играть социальные факторы, однако жизнедеятельность каждого отдельного человека подчинена биологическим законам.

Биосфера, ее структура и функции

В. И. Вернадский разработал учение о *биосфере* — оболочке Земли, населенной живыми организмами и распространил понятие биосферы не только на организмы, но и на среду их обитания.

Структура биосферы

Биосфера включает: *живое вещество*, образованное совокупностью организмов; *биогенное вещество*, которое создается в процессе жизнедеятельности организмов; *косное вещество*, которое формируется без участия живых организмов; *биокосное вещество*, представляющее собой совместный результат жизнедеятельности организмов и небиологических процессов (например, почвы).

Косное вещество биосферы

Границы биосферы определяются факторами земной среды, которые делают невозможным существование живых организмов. Верхняя граница проходит примерно на высоте 20 км от поверхности планеты и ограничена слоем озона. В гидросфере земной коры организмы проникают на всю глубину Мирового океана — до 10—11 км. В литосфере жизнь встречается на глубине 3,5—7,5 км, что обусловлено температурой земных недр и уровнем проникновения воды.

Атмосфера. Газовая оболочка состоит в основном из азота и кислорода. В небольших количествах в ней содержится диоксид углерода (0,03%) и озон. Для биологических процессов наибольшее значение имеют: кислород, используемый для дыхания и минерализации мертвого органического вещества, диоксид углерода, участвующий в фотосинтезе, и озон, экранирующий земную поверхность от жесткого ультрафиолетового излучения.

Гидросфера — важный компонент биосферы и один из необходимых факторов существования живых организмов. Основная ее часть — вода (95%) находится в Мировом океане, который занимает около 70% поверхности земного шара. Количество воды в живых организмах составляет всего 0,001 млн. км³.

Значительные запасы воды содержат ледники. Большое значение имеют газы, растворенные в воде: кислород и диоксид углерода.

Литосфера. Основная масса организмов, обитающих в пределах литосферы, находится в почвенном слое, глубина которого не превышает нескольких метров. Почва включает минеральные вещества, образующиеся при разрушении горных пород, и органические вещества — продукты жизнедеятельности организмов.

Живые организмы (живое вещество)

Жизнь сосредоточена главным образом на поверхности земли, в почве и в приповерхностном слое океана.

Общую массу живых организмов оценивают в $2,43 \times 10^{12}$ т. Биомасса организмов, обитающих на суше, на 92,2% представлена растениями и 0,8% — животными и микроорганизмами. В океане на долю растений приходится 6,3%, а на долю животных и микроорганизмов — 93,7% всей биомассы. Жизнь сосредоточена главным образом на суше. Суммарная биомасса океана составляет всего $0,03 \times 10^{12}$ т, или 0,13% биомассы всех существ, обитающих на Земле.

Из общего числа видов 21% приходится на растения, но их вклад в общую биомассу составляет 99%. Среди животных 96% видов — беспозвоночные и только 4% — позвоночные.

Круговорот веществ в природе

Главная функция биосферы заключается в обеспечении круговорота химических элементов, который выражается в циркуляции веществ между атмосферой, почвой, гидросферой и живыми организмами.

Круговорот воды. Вода испаряется и воздушными течениями переносится на большие расстояния. Выпадая на поверхность суши в виде осадков, она способствует разрушению горных пород, делает их недоступными для растений и микроорганизмов, размывает верхний почвенный слой и уходит вместе с растворенными в ней химическими соединениями и взвешенными органическими частицами в моря и океаны.

Круговорот углерода. Углерод входит в состав разнообразных органических веществ, из которых состоит все живое. В процессе фотосинтеза зеленые растения используют углерод диоксида углерода и водород воды для синтеза органических соединений, а освободившийся кислород поступает в атмосферу. Им дышат различные животные и растения, а конечный продукт дыхания — CO₂ — выделяется в атмосферу.

Круговорот азота. Атмосферный азот включается в круговорот благодаря деятельности азотфиксирующих бактерий и водорослей, синтезирующих нитраты, пригодные для использования растениями. Часть азота фиксируется в результате образования оксидов во время электрических разрядов в атмосфере. Соединения азота из почвы поступают в растения и используются для построения белков. После отмирания живых организмов гнилостные бактерии разлагают органические остатки до аммиака. Хемосинтезирующие бактерии превращают аммиак в азотистую, затем в азотную кислоту. Некоторое количество азота, благодаря деятельности денитрифицирующих бактерий, поступает в воздух.

Круговорот серы. Сера входит в состав ряда аминокислот. Находящиеся глубоко в почве и в морских осадочных породах соединения серы с металлами — сульфиды — переводятся микроорганизмами в доступную форму — сульфаты, которые и поглощаются растениями. Разложение трупов животных или остатков растений обеспечивает возврат серы в круговорот.

Круговорот фосфора. Фосфор сосредоточен в отложениях, образовавшихся в прошлые геологические эпохи. Постепенно он вымывается из них и попадает в экосистемы или вносится на поля как удобрение. Растения используют только часть этого фосфора; много его уносится реками в моря и снова отлагается в осадках.

Основы экологии

Все живые организмы, населяющие нашу планету, существуют не сами по себе, они зависят от окружающей среды и испытывают на себе ее воздействия. Этот точно согласованный комплекс множества факторов окружающей среды и приспособления к ним живых организмов обуславливает возможность существования всевозможных форм организмов и самого различного образа их жизни.

Экология — наука, изучающая взаимосвязи и закономерности сосуществования живых организмов в природе; организацию и функционирование популяций, биоценозов, биогеоценозов и биосферы в целом; законы «здорового» состояния как нормы и основы существования жизни.

Формирование сообществ организмов

Вся суша подразделяется на крупные области, называемые *материками*, или *континентами*: Европу, Азию, Африку, Северную и Южную Америку, Австралию и Антарктиду. Растительный и животный мир континентов сильно различается.

Изоляция. В наиболее яркой форме этот фактор характерен для островных популяций. Острова заселяются видами, способными преодолевать морские просторы. Поэтому видовой состав обитателей островов значительно беднее, чем на континентах в тех же широтах. Изоляция влияет на формирование сообществ живых организмов и на материках. Здесь, в качестве ограничивающих перемещение отдельных особей и их групп факторов выступают различные географические препятствия.

Различие климатических условий в широтном направлении. От полюсов к экватору увеличивается количество солнечной энергии, попадающей на единицу земной поверхности. В зависимости от этого формируются специфические сообщества растений и животных.

Взаимоотношения организма и среды

Живые организмы находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и с факторами неживой природы. Видовой состав данной местности определяется историческими и климатическими условиями, а взаимоотношения организмов — характером их питания.

Пищевые взаимоотношения. По типу питания все живые существа объединяют в две группы — **автотрофы**, использующие в качестве пищи неорганические соединения, и **гетеротрофы**, нуждающиеся в пище органического происхождения.

Естественные сообщества живых организмов. Биогеоценозы

Биогеоценоз — это устойчивое сообщество растений, животных и микроорганизмов, находящихся в постоянном взаимодействии с компонентами атмосферы, гидросферы и литосферы. В это сообщество поступают энергия солнца, минеральные вещества почвы и газы атмосферы, вода, а выделяются из него теплота, кислород, диоксид углерода, продукты жизнедеятельности организмов.

Основные функции биогеоценоза — аккумуляция и перераспределение энергии и круговорот веществ. **Биогеоценоз** — целостная саморегулирующаяся и самоподдерживающаяся система. Он включает следующие обязательные компоненты: **неорганические** (углерод, азот, диоксид углерода, вода, минеральные соли) и **органические вещества** (белки, углеводы, липиды и др.); **автотрофные организмы** — **продуценты** органических веществ; **гетеротрофные организмы** — потребители готовых органических веществ растительного — **консументы** (потребители первого порядка) и животного происхождения (потребители второго порядка). К гетеротрофным организмам относятся разрушители — **редуценты**, или **деструкторы**, которые разлагают остатки мертвых растений и животных, превращая их в простые минеральные соединения.

Характеристики биоценозов. 1) Видовое разнообразие. 2) Плотность популяций, т. е. число особей данного вида, отнесенного к единице площади или к единице объема (для водных и почвенных организмов). 3) Биомасса — общее количество живого органического вещества, выраженного в единицах массы.

Абиотические факторы среды

При оценке влияния того или иного фактора среды важным оказывается характеристика интенсивности действия его на живую материю: в благоприятных условиях говорят об *оптимальном*, а при избытке или недостатке — *ограничивающем* факторах.

Температура. Большинство видов приспособлено к довольно узкому диапазону температур.

Различают организмы с непостоянной температурой тела — *пойкилотермные* и организмы с постоянной температурой тела — *гомойотермные*. Температура тела пойкилотермных организмов зависит от температуры окружающей среды. Ее повышение вызывает у них интенсификацию жизненных процессов и ускорение развития.

Существует много приспособлений для борьбы с охлаждением или перегревом. С наступлением зимы растения и *пойкилотермные* животные впадают в состояние зимнего покоя. В жаркое время года включаются физиологические механизмы, защищающие от перегрева. Гораздо меньше зависят от температурных условий среды животные *гомойотермные* — птицы и млекопитающие.

Свет в форме солнечной радиации обеспечивает все жизненные процессы на Земле. Для организмов важны длина волны воспринимаемого излучения, его интенсивность и продолжительность воздействия (длина дня, или фотопериод). Наибольшее влияние на организм оказывает видимый свет с длиной волны 0,4—0,75 мкм. Энергия видимого света составляет около 45% общего количества лучистой энергии, падающей на Землю. Видимый свет менее всего ослабляется при прохождении через плотные облака и воду. Поэтому фотосинтез

может идти и при пасмурной погоде, и под слоем воды определенной толщины. Но все же на синтез биомассы расходуется лишь от 0,1 до 1% приходящей солнечной энергии.

В зависимости от условий обитания растения адаптируются к тени — *теневыносливые растения* или, напротив, к яркому солнцу — *светлюбивые растения*.

Чрезвычайно важную роль в регуляции активности живых организмов и их развития играет продолжительность воздействия света — *фотопериод*.

Инфракрасное излучение составляет 45% от общего количества лучистой энергии, падающей на Землю. Инфракрасные лучи повышают температуру тканей растений и животных, хорошо поглощаются объектами неживой природы, в том числе водой.

Для продуктивности растений, т. е. образования органического вещества, наиболее важен такой показатель, как *суммарное прямое солнечное излучение*, получаемое за длительные промежутки времени (месяцы, год).

Влажность. Вода — необходимый компонент клетки, поэтому количество ее в тех или иных местообитаниях служит *ограничивающим фактором* для растений и животных и определяет характер флоры и фауны в данной местности. Избыток воды в почве приводит к развитию болотной растительности. В другом случае растениям и животным приходится переносить длительные засухи.

Ионизирующее излучение. Излучение с очень высокой энергией, которое способно приводить к образованию пар положительных и отрицательных ионов, называется *ионизирующим*. Его источником являются радиоактивные вещества, содержащиеся в горных породах; кроме того, оно поступает из космоса.

Из трех видов ионизирующего излучения, имеющих важное экологическое значение, два представляют собой *корпускулярное излучение* (альфа- и бета-частицы), а третье — *электромагнитное* (гамма-излучение и близкое ему рентгеновское излучение).

Гамма-излучение легко проникает в живые ткани; это излучение может пройти сквозь организм, не оказав никакого воздействия, или же может вызвать ионизацию на большом отрезке своего пути.

В целом ионизирующее излучение оказывает на более высокоразвитые и сложные организмы наиболее губительное действие; человек отличается особой чувствительностью.

Загрязняющие вещества. Эти вещества можно разделить на две группы: природные соединения, являющиеся отходами технологических процессов, и искусственные соединения, не встречающиеся в природе.

К 1-й группе относятся сернистый ангидрид, углекислый газ, оксиды азота, углерода, углеводороды, соединения меди, цинка и ртути и др., минеральные удобрения.

Во 2-ю группу входят искусственные вещества, обладающие специальными свойствами, удовлетворяющими потребности человека: *пестициды*, используемые для борьбы с животными — вредителями сельскохозяйственных культур, антибиотики, применяемые в медицине и ветеринарии для лечения инфекционных заболеваний. К пестицидам относятся *инсектициды* — средства для борьбы с вредными насекомыми и *гербициды* — средства для борьбы с сорняками.

Все они обладают определенной токсичностью (ядовитостью) для человека.

Интенсивность действия факторов среды

Большинство экологических факторов — температура, влажность, ветер, количество и равномерность выпадения осадков, укрытия, хищники, паразиты, конкуренты и пр. — очень изменчиво как в пространстве, так и во времени.

Изменения факторов среды по силе действия на организмы могут быть: 1) регулярно-периодическими, например, в связи с временем суток, сезоном года или ритмом приливов и отливов в океане; 2) нерегулярными, например, изменения погодных условий в разные годы, катастрофы (бури, ливни, обвалы и т. д.); 3) направленными: при похолодании или потеплении климата, зарастании водоемов и т. д.

Популяции организмов, обитающие в какой-то определенной среде, приспособляются к этому непостоянству путем естественного отбора. Для каждого влияющего на организм фактора существует благоприятная сила воздействия, называемая зоной оптимума экологического фактора или просто его оптимума. Для организмов данного вида отклонение от оптимальной интенсивности действия фактора (уменьшение или увеличение) угнетает жизнедеятельность. Границы, за пределами которых наступает гибель организма, называются верхним и нижним пределами выносливости.

Взаимодействие факторов среды

На организм одновременно влияют многочисленные разнообразные и разнонаправленные факторы среды. В природе сочетание всех воздействий в их оптимальных, наиболее благоприятных значениях, практически невозможно. **Ограничивающий фактор.**

Для характеристики действия факторов внешней среды на животных и растений существенно, что по отношению к одним факторам организмы обладают широким диапазоном выносливости и выдерживают значительные отклонения интенсивности фактора от оптимальной величины.

По отношению к факторам среды различают виды теплолюбивые и холодолюбивые, влаго- и сухолюбивые, приспособленные к высокой или низкой солености воды. Для водных животных большое значение имеет концентрация кислорода в воде. Некоторые виды могут существовать лишь в узких пределах колебаний содержания кислорода. Отклонение интенсивности одного какого-либо фактора от оптимальной величины может сузить пределы выносливости к другому фактору. Фактор, находящийся в недостатке или избытке по сравнению с оптимальной величиной, называется ограничивающим, поскольку он делает невозможным процветание вида в данных условиях. Природа этих факторов неодинакова: недостаток химического элемента в почве, недостаток тепла или влаги. Ограничивающими распространение факторами могут быть и *биотические* отношения. Для распространения видов большое значение имеют два показателя: температурный порог развития и сумма эффективных температур.

Под эффективной температурой понимают разницу между температурой среды и температурным порогом развития. Так, развитие икры форели начинается при 0°C, значит эта температура служит порогом развития. При температуре воды 2°C мальки выходят из яйцевых оболочек через 205 дней, при 5°C — через 82 дня, а при 10°C — через 41 день.

Биотические факторы среды

Помимо абиотических воздействий живые организмы испытывают на себе и влияние друг друга. Определяющими факторами в этом отношении являются видовое разнообразие сообщества и численность популяций, образующих биоценоз.

Видовое разнообразие биоценозов. Каждый живой организм живет в окружении множества других, вступая с ними в самые разнообразные отношения, как с положительными, так и с отрицательными для себя последствиями. Связь с другими организмами обеспечивает питание и размножение, возможность защиты, смягчает неблагоприятные условия среды. В то же время биотическое окружение — это и опасность ущерба или гибели.

В состав биоценоза всегда входит очень много (до нескольких тысяч) видов самого разного уровня организации — от бактерий до позвоночных. Их взаимоотношения в среде обитания в первую очередь определяются пищевыми потребностями.

Помимо видового разнообразия биоценозы характеризуются сложной пространственной структурой. Так, в каждом ярусе леса поселяются многочисленные животные, основной формой взаимоотношений которых, так же как и в других биоценозах, являются пищевые отношения.

Цепи питания. Ряд взаимосвязанных видов, из которых каждый предыдущий служит пищей последующему, носит название цепи питания. Можно сказать также, что пищевая цепь, или цепь питания, — это перенос энергии от ее источника — растений — через ряд организмов путем поедания одних видов другими. Таким образом, цепи питания — **это трофические связи** между видами. В основе цепей питания лежат зеленые растения, которыми питаются

насекомые и позвоночные животные, в свою очередь служащие источником энергии и вещества для построения тела потребителей второго, третьего и других порядков. Общая их закономерность в том, что количество особей, включенных в пищевую цепь, последовательно уменьшается, и численность жертв значительно больше численности их потребителей. Это происходит потому, что в каждом звене пищевой цепи, при каждом переносе энергии, 80—90% ее теряется, рассеиваясь в форме теплоты. Это обстоятельство ограничивает число звеньев в цепи (обычно из 3—5). В среднем из 1 тыс. кг растений образуется 100 кг тела травоядных животных. Хищники, поедающие травоядных, могут построить из этого количества 10 кг своей биомассы, а вторичные хищники только 1 кг. Следовательно, масса каждого последующего звена в цепи прогрессивно уменьшается. Эта закономерность носит название **правила экологической пирамиды**. Различают *пирамиду чисел*, отражающую число особей на каждом этапе пищевой цепи, *пирамиду биомассы* — количество синтезированного на каждом уровне органического вещества и *пирамиду энергии* — количество энергии в пище. Все они имеют одинаковую направленность, различаясь в абсолютном значении цифровых величин. В реальных условиях цепи питания могут иметь разное число звеньев. Кроме того, цепи питания могут перекрещиваться, образуя сети питания. Почти все виды животных, за исключением очень специализированных в пищевом отношении, используют не один какой-нибудь источник пищи, а несколько. Чем больше видовое разнообразие в биоценозе, тем он устойчивее. С каждым звеном в цепи организмы становятся крупнее, они медленнее размножаются, их число уменьшается.

Виды, занимающие положение низших звеньев, хотя и обеспечены питанием, но сами интенсивно потребляются. Отбор идет в направлении увеличения плодовитости.

Пищевые отношения — самый важный, но не единственный тип отношений между видами в биоценозе. Один вид может влиять на другой разными путями.

Смена биоценозов. Биоценоз живет и развивается как целостная система. В природе менее устойчивые биогеоценозы со временем сменяются на более устойчивые. Их смена определяется тремя факторами: 1) упорядоченным процессом развития сообщества — установлением в нем стабильных взаимоотношений между видами; 2) изменением климатических условий; 3) изменением физической среды под влиянием жизнедеятельности организмов, составляющих сообщество.

Развитая стабильная экологическая система образует максимальную биомассу на единицу потока энергии и наибольшее количество связей между организмами.

Например, развитие экосистемы на песчаных дюнах. Сначала на голых песках поселяются злаки, ивняк и такие животные как норные пауки, кузнечики, роющие осы. Появляется сосна, затем лиственные породы, становится более разнообразным животный мир. К первым поселенцам прибавляются муравьи, кобылки, жуки. Развитие, начавшееся в сухом и бесплодном местообитании, заканчивается образованием стабильного влажного лиственного леса с мощной, богатой **гумусом** почвой, с дождевыми червями и моллюсками, разнообразным животным миром.

Взаимоотношения между организмами

Живые организмы образуют определенные сообщества, приспособленные к совместному обитанию. По направлению действия на организм все воздействия в биоценозах подразделяются на позитивные, негативные и нейтральные.

Позитивные отношения — симбиоз

Симбиоз — форма взаимоотношений, при которой оба партнера или один из них извлекает пользу от взаимодействия.

Кооперация. Сожительство раков-отшельников с коралловыми полипами — актиниями. Такое сожительство взаимовыгодно: перемещаясь по дну, рак увеличивает пространство, используемое актинией для ловли добычи, часть которой падает на дно и поедается раком. Польза для обоих организмов очевидна, но связь их необязательна.

Мутуализм — форма взаимопользующего сожительства, когда присутствие партнера становится обязательным условием существования каждого из них. Например лишайники, представляющие собой сожительство гриба и водоросли.

Комменсализм — форма симбиоза, при котором один вид получает пользу от сожительства. В открытом океане крупных морских животных (акул, дельфинов, черепах) часто сопровождают рыбы — лощманы. Лощманы кормятся остатками пищи животных, которых они сопровождают, а также их экскрементами и паразитами.

Квартирантство. Для некоторых организмов тела животных других видов или их местообитания (постройки) служат убежищами. В полости тела голотурии (тип Иголокожие), называемой также морским огурцом, находят убежище разнообразные мелкие виды животных.

Антибиотические отношения

Антибиоз — форма взаимоотношений, при которой обе взаимодействующие популяции или одна из них испытывают отрицательное влияние.

Хищничество. Хищниками называют животных (а также некоторые растения), питающихся другими животными, которых они ловят и умерщвляют. Объекты охоты хищников чрезвычайно разнообразны. Хотя у всех хищников есть предпочитаемые виды жертв, массовое размножение непривычных объектов охоты заставляет переключаться именно на них. Естественный отбор увеличивает эффективность средств поиска и ловли добычи. Жертвы в процессе отбора также совершенствуют средства защиты и избегания хищников.

Паразитизм. Организмы могут использовать другие виды не только как место обитания, но и как постоянный источник питания. Такая форма сожительства получила название паразитизма.

Переход к паразитизму резко увеличивает возможность вида выжить в борьбе за существование.

Формы паразитизма. Паразиты могут быть временными, когда организм — хозяин подвергается нападению на короткий срок, лишь на время питания. К временным паразитам относятся слепни, комары, мухи жигалки, блохи.

Постоянный паразитизм. При более тесном контакте паразита с хозяином эволюционное преимущество получают организмы, способные длительное время использовать хозяина, не приводя его к слишком ранней гибели и обеспечивая себе тем самым наилучшее существование. Паразитизм становится постоянным. К числу постоянных паразитов относятся простейшие (малярийный плазмодий, дизентерийная амеба), плоские черви (сосальщики, цепни) и др.

Гнездовой паразитизм свойствен позвоночным животным. Обыкновенная кукушка откладывает свои яйца в гнезда более 100 видов птиц, преимущественно мелких воробьиных.

Конкуренция. Одна из форм отрицательных взаимоотношений между видами — конкуренция. Этот тип взаимоотношений возникает, если у двух близких видов наблюдаются сходные потребности. Если такие виды обитают на одной территории, то каждый из них находится в невыгодном положении: уменьшаются возможности овладения пищевыми ресурсами, местами для размножения и т. д. Формы конкурентного взаимодействия могут быть самыми разными — от прямой физической борьбы до мирного совместного существования. Тем не менее, если два вида с одинаковыми потребностями оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытеснит другого. Ч. Дарвин считал конкуренцию одной из важнейших составных частей борьбы за существование, играющей большую роль в эволюции видов. Как бы ни были сходны потребности видов, все же чем-то они отличаются друг от друга, также как различается их устойчивость к факторам среды — температуре, влажности и т. п. Скорость размножения видов уже по этим причинам будет одинакова. С каждым поколением все больше пищевых ресурсов будет захватываться особями конкурентоспособного вида, при этом другой вид неизбежно исчезнет.

Растения и животные могут подавлять конкурентов с помощью химических веществ. Грибы препятствуют росту бактерий путем выработки антибиотиков. У животных встречаются случаи прямого нападения представителей одного вида на другой.

В результате конкуренции в биогеоценозе совместно уживаются только те виды, которые смогли разойтись в своих требованиях к условиям жизни. Например, копытные африканских саванн по-разному используют пастбищный корм. Зебры обрывают верхушки трав; антилопы кормятся тем, что оставляют им зебры, выбирая при этом определенные виды растений; газели выщипывают самые низкие травы, а антилопы топши едят сухие стебли, оставшиеся после других травоядных.

Нейтрализм

Нейтрализм — форма взаимоотношений, при которой совместно обитающие на одной территории организмы не влияют друг на друга. При нейтрализме особи разных видов не связаны друг с другом непосредственно, но, формируя биоценоз, зависят от состояния сообщества в целом. Например, белки и лоси в одном лесу не контактируют друг с другом, однако угнетение леса засухой сказывается на каждом из них.

Все перечисленные формы биологических связей между видами служат регуляторами численности животных и растений в биоценозе, определяя степень его устойчивости; при этом чем богаче видовой состав биоценоза, тем устойчивее сообщество в целом.

Предмет биологии	1
Уровни организации живой материи	—
Критерии живых систем	2
Химическая организация клетки. Метаболизм	3
Элементный состав	—
Вода	4
Минеральные соли	—
Белки	5
Углеводы	6
Жиры	—
Нуклеиновые кислоты	7
Генетический код. Реализация наследственной информации	9
Обмен веществ и превращение энергии в клетке	11
Строение клетки	14
Прокариотическая клетка	—
Эукариотическая клетка	15
Жизненный и митотический циклы. Деление клеток	22
Биологическое значение митоза	24
Клеточная теория	—
Размножение и развитие организмов	25
Размножение организмов	—
Бесполое размножение	—
Половое размножение	26
Развитие половых клеток (гаметогенез)	—
Осеменение и оплодотворение	30
Индивидуальное развитие организмов — онтогенез	—
Эмбриональный период развития	31
Постэмбриональный период развития	36
Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков. Биогенетический закон	37
Закономерности наследственности	38
Основные понятия генетики	—
Законы Менделя	41
Хромосомная теория наследственности	43
Сцепление с полом	44
Взаимодействие неаллельных генов	45
Закономерности изменчивости	47
Наследственная (генотипическая) изменчивость	48
Комбинативная изменчивость	50
Зависимость проявления генов от условий внешней среды (фенотипическая изменчивость)	—

Основы селекции	52
Центры многообразия и происхождения культурных растений	—
Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости	53
Методы селекции растений и животных	—
Селекция микроорганизмов	56
Работы И. В. Мичурина	57
Развитие биологии до Дарвина	58
История представлений о развитии жизни на Земле	—
Система органической природы К. Линнея	59
Эволюционная теория Ж. Б. Ламарка	60
Предпосылки возникновения теории Ч. Дарвина	62
Теория Ч. Дарвина	64
Учение Ч. Дарвина об искусственном отборе	—
Учение Ч. Дарвина о естественном отборе	65
Вид. Критерии и структура	67
Эволюционная роль мутаций	69
Генетические процессы в популяциях	70
Формы естественного отбора	72
Приспособленность организмов к условиям внешней среды как результат действия естественного отбора	75
Приспособительные особенности строения	—
Покровительственная окраска	76
Покровительственное (приспособительное) поведение	—
Забота о потомстве	78
Относительный характер приспособленности организмов	80
Видообразование как результат микроэволюции	81
Биологические последствия приобретения приспособлений. Макроэволюция	83
Главные направления биологической эволюции	—
Пути достижения биологического прогресса (главные направления прогрессивной эволюции)	—
Закономерности эволюционного процесса	85
Правило чередования главных направлений эволюции	86
Происхождение и развитие жизни на Земле	87
Возникновение жизни на Земле	—
Современные представления о возникновении жизни на Земле	88
Теория происхождения протобионтов	89
Начальные этапы биологической эволюции	90
Развитие жизни на Земле	91

Происхождение человека	94
Положение человека в системе животного мира	—
Эволюция приматов	95
Стадии эволюции человека	97
Роль труда в происхождении человека	98
Современный этап в эволюции человека	—
Биосфера, ее структура и функции	99
Структура биосферы	—
Живые организмы (живое вещество)	100
Круговорот веществ в природе	101
Основы экологии	103
Формирование сообществ организмов	104
Взаимоотношения организма и среды	—
Абиотические факторы среды	106
Интенсивность действия факторов среды	109
Взаимодействие факторов среды	—
Биотические факторы среды	111
Взаимоотношения между организмами	114
Позитивные отношения — симбиоз	—
Антибиотические отношения	115
Нейтрализм	117

Учебное издание

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

ШПАРГАЛКИ

10—11 классы

Справочные материалы

Составитель Владимир Борисович Захаров

Ответственный редактор *Е. Д. Богданова*
Художественный редактор *О. И. Белозерский*
Корректор *Г. И. Мосякина*
Оригинал-макет подготовлен *А. Е. Косых*

ЛР № 061622 от 23 сентября 1992 г.

Подписано к печати 06.10.95. Формат 60×90 ¹/₈. Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Усл. печ. л. 10,0. Тираж 50 000 экз. Заказ №1412.

Издательский дом «Дрофа». 105318, Москва, ул. Щербаковская, 3

Отпечатано на Чеховском полиграфическом комбинате
г. Чехов Московской области

Издательский дом «Дрофа» выпускает
учебники и пособия известных авторов
по всем курсам школьной программы.
Оптовые поставки во все регионы России.

Телефоны: (095) 369-99-19, 369-06-53

Факс: (095) 369-06-53

105318, Москва, Щербаковская ул., 3